

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

GERMINATION ET CROISSANCE DE L'ÉRABLE À SUCRE
(*ACER SACCHARUM* MARSH.) AU NORD DE LA LIMITE NORDIQUE DE SON
AIRE DE RÉPARTITION DANS L'OUEST DU QUÉBEC, CANADA

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

EXTENSIONNÉE

DE

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

ARVIN BEEKHARRY

AVRIL 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

J'adresse mes remerciements aux personnes qui m'ont aidé dans la réalisation de ce mémoire.

Tout d'abord, je remercie mon directeur de mémoire, le Dr Yves Bergeron, pour son soutien et sa patience à mon égard. J'ai rencontré, au cours de ma vie, très peu de gens qui inspirent la sagesse, et Yves en fait partie. Je serais toujours reconnaissant envers vous, Yves.

Je voudrais aussi remercier Dr Bernhard Denneler qui a été mon co-directeur et mon ami. C'est lui qui m'a initié à la découverte des forêts Québécoises et ses nombreuses espèces. Je tiens aussi à remercier Igor Drobyshev dont le support et le guide me sont toujours précieux.

Je remercie mes aides de terrain, Hugues Laberge, Suzie Rollin, Josée Frenette, Geneviève Tremblay et Ian Gravel. Sans vous, les amis, mes travaux en forêt auraient été des tâches insurmontables.

Merci, finalement, à ma mère et à mon père qui n'ont jamais perdu confiance en moi.

DÉDICACE

À mon cher fils,
Nayshadh Aaryan
Beekharry

AVANT-PROPOS

Cette étude a été possible grâce au soutien financier de la Chaire industrielle en aménagement forestier durable CRSNG-UQAT-UQAM. Les sites de l'étude, de l'Abitibi-Témiscamingue à la Baie James, ont été soigneusement sélectionnés par moi-même. Les sites devaient être des clairières en forêt afin de pouvoir y ancrer des structures en bois dans le but d'évaluer la germination et la croissance de l'érable à sucre en plein soleil et sous ombrière. Avec l'approbation du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) du Québec, et avec l'aide de mes aides de terrains, chaque site, d'une superficie d'environ 200 m², a été nettoyé avant l'installation de ces structures.

La collecte des données à chaque site d'étude et les analyses statistiques ont été effectuées par moi-même, pour ensuite rédiger ce présent mémoire. D'importants arguments et critiques apportés par mon directeur, le Dr Yves Bergeron et mon co-directeur, le Dr Igor Drobyshev, et les deux autres membres du jury ont contribué à améliorer la portée scientifique de ce mémoire.

Conformément aux exigences du programme de maîtrise de l'UQAT, un article rédigé en anglais est inclut dans ce mémoire, ainsi qu'une introduction générale et une conclusion générale. Cet article couvre l'étude sur la germination et la croissance de l'érable à sucre au nord de la limite nordique de son aire de répartition dans l'ouest du Québec. Les auteurs de l'article sont Beekharry, A., Bergeron, Y. et Drobyshev, I., et il sera soumis pour publication à la revue scientifique *Canadian Journal of Forest Research*.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	iv
LISTE DES FIGURES.....	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES.....	x
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS.....	xi
RÉSUMÉ.....	xii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 Revue de littérature.....	5
1.2.1 Climat.....	5
1.2.2 Le sol et la topographie.....	6
1.2.3 La germination et la croissance.....	7
1.3 Objectifs et hypothèses.....	8
CHAPITRE II	
GERMINATION AND GROWTH OF SUGAR MAPLE (ACER SACCHARUM MARSH.) ABOVE ITS NORTHERN RANGE LIMIT IN WESTERN QUEBEC, CANADA.....	11
2.1 Abstract.....	12
2.2 Résumé.....	12
2.3 Introduction.....	13
2.4 Materials and Methods.....	17
2.4.1 Study area.....	17
2.4.2 Study sites.....	18

2.4.3	Climate data.....	19
2.4.4	Experimental setup and data collection.....	19
2.4.5	Germination experiment.....	20
2.4.6	Transplantation experiment.....	21
2.4.7	Statistical analyzes.....	22
2.5	Results.....	23
2.5.1	On-site temperature and humidity.....	23
2.5.2	Germination experiment.....	24
2.5.3	Growth and sturdiness.....	24
2.6	Discussion.....	26
2.7	Conclusion.....	31
2.8	Acknowledgements.....	32
2.9	References.....	33

APPENDIX A

Mean monthly temperature (°C) at KIP, KEK, MON, HED and MUS as recorded by HOBO temperature data loggers for 2005-2007. Crosses represent mean monthly temperature (°C) as recorded by Environment Canada (Source: Station Results – 1981 to 2010 Climate Normals and Averages, Environment Canada, 2014). For name and location of meteorological station nearest each site see table 2.....50

APPENDIX B

Mean monthly temperature (°C) for each shade treatment and in each site as recorded by LogTag humidity and temperature recorders from May to September 2006 and 2007. Crosses represent mean monthly temperature (°C) as recorded by Environment Canada (Source: Station Results – 1981 to 2010 Climate Normals and Averages, Environment Canada, 2014). For name and location of meteorological station nearest each site see table 2.....51

APPENDIX C

Mean monthly percent relative humidity for each shade treatment and in each site as recorded by LogTag humidity and temperature recorders from May to September 2006 and 2007. For name and location of meteorological station nearest each site see table 2.....52

CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	53
BIBLIOGRAPHIE POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALES.....	58
BIBLIOGRAPHIE COMPLÈTE.....	65

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Sugar maple distribution map/ <i>Carte de la répartition de l'érable à sucre</i> (Source: Natural Resources Canada, 2004)	38
2.1	Study sites locations in four bioclimatic domains in western Quebec, Canada. The dotted line represents the northern limit of the distribution of <i>Acer saccharum</i> Marsh	40
2.2	Two-weeks old sugar maple seedlings under full-sunlight at the Monsabrais site (MON)	43
2.3	Two-weeks old sugar maple seedlings under 75% shade at the Monsabrais site (MON)	44
2.4	Transplanted sugar maple seedlings growing under full-sunlight at the Monsabrais site (MON)	47
2.5	Transplanted sugar maple seedlings growing under 75% shade at the Monsabrais site (MON)	48

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Coordinates and elevation of study sites	39
2.2	Mean annual temperature, mean temperature of the warmest (July) and coldest (January) months, total annual precipitation, growing degree-days >5°C (April-August) and number of days, during the growing season (April-August), when temperature was below 0°C for each study site. The location and altitude of the closest meteorological station from which the data were obtained are also shown with the distance and direction from the study site (Source: Station Results – 1981 to 2010 Climate Normals and Averages, Environment Canada, 2014)	41
2.3	Pairwise comparisons (Fisher's LSD) of mean percent germination between sites under each treatment (non-shaded and shaded)	42
2.4	Growth of maple seedlings under full sunlight along a latitudinal gradient in western Quebec. Observations represent mean of year 2006 and 2007 except for the HED and MUS which show data for year 2006 only. Means followed by the same letter in each treatment column are not significantly different at the 5% level of significance	45
2.5	Growth of maple seedlings under shade along a latitudinal gradient in western Quebec. Observations represent mean of year 2006 and 2007 except for the HED and MUS which show data for year 2006 only. Means followed by the same letter in each treatment column are not significantly different at the 5% level of significance	46

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

ANOVA	Analysis of variance
AP	Avant Présent
a.s.l	Above sea level
ca.	Circa in Latin, meaning about
CO ²	Dioxide de carbone
ES	Érable à sucre
KEK	Site d'expérimentation situé à Kekeko
KIP	Site d'expérimentation situé à Kipawa
HED	Site d'expérimentation situé à Hedge
MON	Site d'expérimentation situé à Monsabrais
MUS	Site d'expérimentation situé à Muskuchi
NSERC	National Sciences and Engineering Research Council of Canada
SE	Standard error
SD	Standard deviation

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

cm	Centimètre
°C	Degré Celcius
m ²	Mètre carré
m	Mètre
mm	Millimètre
mm/an	Millimètre par année
ppm	Parts per million
α	Alpha
\bar{x}	Valeur moyenne
~	Approximativement

RÉSUMÉ

Avec le réchauffement de la planète, des changements sont prévus à la limite de l'aire de répartition de plusieurs espèces nord-américaines, surtout dans la zone de transition entre les forêts feuillues et boréales. Dans ce contexte, la germination, la croissance et la survie de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) au-delà de sa limite nordique actuelle, dans l'ouest du Québec, au Canada, ont été évaluées. Cinq (5) sites ont été sélectionnés le long d'un gradient latitudinal de 46°N à 49°N pour des expériences de germination et de transplantation. La zone d'étude couvre trois domaines bioclimatiques, du sud au nord, allant des peuplements continus et discontinus de l'érable à sucre, et au-delà de sa limite nordique situé à environ 48°N près de Rouyn-Noranda, QC. Des graines d'érable à sucre fournies par la pépinière de Berthier, QC ont été semées en 2005, 2006 et 2007 sur chaque site et le pourcentage de germination a été observé à chaque année. La transplantation de semis de 50 cm en moyenne obtenus en pots de la même pépinière a été effectuée en 2005 et le taux de croissance a été mesuré en 2006 et en 2007. En plus de la différence de latitude entre les sites, la germination et la croissance ont été évaluées sous deux traitements de lumière: 0% ombre (plein soleil) et 75% d'ombre.

Les résultats montrent une diminution, du sud au nord, dans le pourcentage de germination (30% à 5%) et dans le taux de croissance (96 cm à 27 cm de croissance en hauteur). En moyenne, la germination et la croissance étaient meilleures sous ombrière. La germination était très faible aux deux sites le plus au nord se trouvant dans la pessière à mousses, probablement à cause des très basses températures pendant le printemps et l'été, et surtout durant la nuit. À ces deux endroits, les parties supérieures des semis transplantés, non protégées par la couverture de neige durant l'hiver, ont été gravement touchées par le gel, alors que les parties inférieures ont continué à pousser latéralement.

Il n'y avait pas de différence dans le pourcentage de germination des graines et dans le taux de croissance des semis entre le site situé à la limite nordique de l'aire de répartition de l'érable à sucre et celui situé à environ 40 km plus au nord, suggérant que des facteurs autres que le climat, pourraient contrôler la limite nordique actuelle de cette espèce dans cette région. Mais, avec des frontières méridionales des forêts boréales en recul, causé par le réchauffement, et des ouvertures en sous-bois causées par des feux de forêts, l'érable à sucre devrait pouvoir envahir les espaces boréales adjacentes. Étant donné ses avantages comme une espèce tolérante à l'ombre sur d'autres espèces feuillues, l'érable à sucre pourrait s'établir plus aisément en sous-bois des forêts boréales et même de prospérer sous les trouées temporaires causées par des perturbations. Aussi, les semis d'érable à sucre ont démontré leurs insensibilités aux

différences de couvertures du sol, et donc l'espèce peut se régénérer, croître et survivre en forêts boréales comme en forêts feuillues. Par conséquent, le potentiel de l'érable à sucre à migrer plus au nord en milieu boréal, en suivant le changement climatique, est assez élevé. Un obstacle important à sa migration, cependant, pourrait être la sécheresse qui devrait augmenter avec le réchauffement de la planète.

Mots clés: érable à sucre, changement climatique, limite nordique, germination, croissance, survie, migration, ombre, perturbations

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

Il y a 15,000 ans, l'écologie forestière du sud-est de ce qu'est actuellement les États-Unis, a connu des bouleversements drastiques dus au changement climatique du début de l'Holocène comme révélés par les analyses de pollens fossilisés (Malanson 1993; Williams et al. 2004). Par conséquent, plusieurs espèces migrèrent vers le nord établissant leur limite nordique de répartition telle qu'observée actuellement comme par exemple, le sapin baumier et le hêtre, qui atteignirent leur limite nordique vers 10,000 AP et 6,000 AP (Muller et Richard, 2001). Plus récemment, en réponse au réchauffement globale à la fin du Petit âge glaciaire (ca. 1850), plusieurs espèces se ont migré vers le nord, tels que l'épinette blanche et l'épinette noire (Payette et Fillion, 1985; Gamache et Payette, 2005).

Au cours des 100 dernières années - depuis le début de l'industrialisation - la température de surface moyenne mondiale a augmenté d'environ 0,61 °C et est prévue d'augmenter de 0,3 à 4,8°C de plus, selon le scénario climatique, d'ici 2081-2100 (IPCC, 2014). En effet, les activités humaines, depuis l'ère pré-industrielle, ont augmenté la concentration atmosphérique de gaz à effet de serre (comme le dioxyde de carbone, qui est estimé à ~280 ppm sous conditions pré-industrielle) et les aérosols, essentiellement en raison de la combustion des matières fossilisées, l'agriculture et du changement d'affectation des terres, et ont atteint leur plus haut niveaux enregistrés dans les années 1990. Le réchauffement sera plus rapide dans

l'hémisphère nord, la hausse étant plus importante en hiver (décembre à février) et au printemps (mars à mai) (Hayhoe et al., 2007), et avec la concentration de CO² en hausse constante, on s'attend à un climat encore plus chaud vers la fin de ce siècle. Au sud de la 60^{ème} parallèle, au Canada, la température et la précipitation annuelles moyennes ont augmenté de 0.5°C à 1.5°C et de 5% à 35% respectivement de 1900 à 1998 (Zhang et al., 2000). Une augmentation des précipitations de 10 mm/décennie a été observée dans le nord-est des États-Unis au cours du XXe siècle (Hayhoe et al., 2007). Aussi, une augmentation de l'intensité des précipitations et de la fréquence des tempêtes, et plus de précipitations sous forme de pluie que de neige sont les changements drastiques actuellement observés (Huntingdon et al., 2009). D'ici 2100, l'augmentation de la température pendant la saison de croissance dans les forêts du sud du Québec, au Canada, frôlerait les 5°C et la hausse de l'évapotranspiration favoriserait la sécheresse avec 20-40% de réduction en eau dans le sol (Houle et al., 2012).

Le réchauffement climatique aura un impact sur la température et les forêts des moyennes et hautes latitudes de l'hémisphère nord (Oechel et al., 1993). En effet, on a remarqué une extension d'environ 11 jours sur la saison de croissance de 1959 à 1993, et de 12±5 jours de 1981 à 1999 (Menzel et Fabian, 1999; Zhou et al., 2001) rendant plus précoce l'apparition des feuilles, des fleurs et des fruits au printemps/été et plus tardive la coloration des feuilles en automne (Chuine et Beaubien, 2001; Menzel et al., 2006). On remarque aussi une hausse de la température du sol et du dégel du pergélisol dans plusieurs régions (Osterkamp et Romanovsky, 1999), accélérant ainsi la décomposition de la matière organique (Davidson et al., 2000).

La hausse de la concentration de CO² atmosphérique et le réchauffement qui en résulte, de même que les changements au niveau de la pluviométrie, a un impact direct sur la physiologie des plantes (Myneni et al., 1997), la phénologie (Raulier et Bernier, 2000) et la croissance (Brassard et al., 2009), modifiant ainsi la répartition et la dynamique des espèces forestières et leurs écosystèmes (Hansen et al., 2001; McKenney et al., 2007). Ces changements affecteront définitivement les interactions entre les espèces forestières et de ce fait, modifiant l'abondance et la composition d'espèces régionales, favorisant la migration nordique et changeant les limites nordiques et méridionales de plusieurs espèces (Williams et al., 2004).

Les taux d'augmentations de températures à la surface du globe seraient beaucoup plus élevés au cours des 100 prochaines années contre ceux estimés depuis le début de l'holocène (Clark et al., 1998; McLachlan & Clark, 2004; McLachlan et al., 2005). Par conséquent, des changements drastiques dans les limites de répartition géographiques des espèces sont attendus. À la limite méridionale, des modifications induites par le climat dans la physiologie des espèces, la phénologie et l'écologie provoquera inévitablement des extinctions (Thomas et al., 2004; Hansen et al., 2006; Shwartz et al., 2001). Au nord de leur aire de répartition, la hausse des températures permettront aux espèces de coloniser de nouveaux habitats naturels (Pitelka et al., 1997; Clark et al., 1999; Shwartz et al., 2001; Higgins et al., 2003). En effet, pour rester en équilibre avec leur limite climatique, de nombreuses espèces forestières d'Amérique du Nord devront migrer vers le nord (Iverson et Prasad, 1998; Malcolm et al., 2002; Iverson et al., 2004) et seront donc en concurrence avec les espèces de la forêt boréale. En fait, les plus grands changements dus au réchauffement climatique se passeront en forêt boréale.

Un autre aspect du changement climatique ayant un impact potentiel sur les écosystèmes forestiers est les régimes de perturbation, notamment l'incendie. Avec une augmentation de l'intensité et la fréquence des incendies de forêt causés par le réchauffement de la planète, en particulier dans la zone méridionale de la forêt boréale à l'est du continent nord-américain, la zone de transition entre les forêts tempérées et boréales sera susceptible de nombreux changements dans la composition et la répartition des espèces d'ici 2100 (Bergeron et al., 2001; Bergeron et al., 2004). L'impact destructeur des incendies de forêt couplé avec la fragmentation de l'habitat qui en résulte, favorisera seules les espèces résistantes au feu et ayant une forte capacité de dispersion (Bergeron et al., 2004).

À la limite nordique et méridionale de leur aire de répartition, les espèces font face à des conditions extrêmes qui déterminent cette répartition. À la limite nordique, des températures plus basses et les saisons de croissance plus courtes freinent la croissance (Kramer et al., 2000; Boisvenue et Running, 2006), mais ce sont les dommages causés par le gel qui reste l'obstacle le plus important au développement des arbres. Le froid extrême durant l'hiver peut détruire les bourgeons terminaux, fendre les troncs et causer des brûlures sur l'écorce, et peut également limiter les activités reproductrices (Woodward, 1990). Puisque les tissus cellulaires sont en croissance active pendant le printemps, le risque de dommage cause par le gel est plus haut en cette période (Larcher et Bauer, 1981). En revanche, à la limite méridionale, une augmentation de la température pourrait théoriquement se traduire par la réduction de la croissance de l'espèce. En effet, la croissance des plantes pourraient être limitée par l'apport de l'eau disponible pour supporter l'évapotranspiration (Boisvenue et Running, 2006) et la respiration accrues (Girardin et al., 2012).

Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPCC, 2014) a fait état de l'impact du réchauffement global sur la limite géographique de certaines espèces forestières en Amérique du nord. Avec une hausse de température, les espèces telles que l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) pourraient migrer au-delà de leur limite de répartition nordique actuelle dans l'ouest du Québec. Mais pour cela, l'espèce devrait pouvoir survivre et coloniser des nouveaux habitats plus au nord de sa limite nordique actuelle. En ce sens, Périé et al. (2014) nous fait état du statut de l'érable à sucre en indiquant qu'environ 70% de son aire de répartition actuelle au Québec serait très peu affecté par le changement climatique à la fin du 21^e siècle et que le pourcentage de cette aire de répartition qui deviendrait davantage favorable à l'espèce avec le réchauffement global est de 20%. Certes, leur prédiction semble, d'ailleurs, positive pour l'érable à sucre avec un gain très remarqué en région boréales d'ici 2080.

1.2 Revue de littérature

1.2.1 Climat

L'érable à sucre (ES) est restreint aux régions avec les climats frais et humides. Dans les régions du nord, en janvier, la température moyenne oscille à environ -18°C et les températures de juillet à environ 16°C (Burns et Honkala, 1990). Dans les régions méridionales de son aire de répartition (Fig. 1.1), la température moyenne est d'environ 10°C en janvier et celles de juillet approche les 27°C. L'ES peut survivre à des températures entre -40°C au nord et 38°C dans le sud-ouest de sa répartition (Burns et Honkala, 1990).

Les précipitations moyennes varient d'environ 510 mm/an près de la limite ouest de l'aire de répartition à 2030 mm/an dans le sud des Appalaches. Une grande partie de la région du nord-est reçoit environ 1270 mm/an où d'importants volumes commerciaux de l'ES sont situés. En général, les précipitations durant la saison de croissance est bien réparti et les moyennes de 380 mm dans les régions de l'ouest et 1020 mm à l'est. Les chutes de neige dépassent fréquemment le 2540 mm dans la partie nord de son aire de répartition. Dans le vaste espace géographique couvert par l'ES, la saison de croissance varie de 80 à 260 jours (Burns et Honkala, 1990).

1.2.2 Le sol et la topographie

L'ES peut être retrouvé dans des sols sableux ainsi que des sols limoneux mais préfère un sol avec un bon mélange des deux (Godman et al., 1965). Il pousse sur des sols allant de fortement acides (pH 3,7) à légèrement alcalin (pH 7,3), mais il préfère les sols avec un pH de 5,5 à 7,3 (Godman et al., 1965). La litière de feuilles lourdes typiques de l'ES tend à modifier le pH et cause l'acidification du sol. Les feuilles contiennent environ 1,81 % de calcium, 0,24 % de magnésium, 0,75 % de potassium, 0,11 % de phosphore, 0,67 % d'azote et 11,85 % de cendres, en fonction du poids sec. Le pH des feuilles varie de 4,0 à 4,9. La teneur en calcium dans les arbres demeure relativement uniforme dans les sols de pH variant entre 4.5 à 7.0 mais chute à mesure que le sol devient plus acide (Beals et Cope, 1965).

1.2.3 La germination et la croissance

Pour germer, les graines de l'ES nécessitent une stratification en milieu humide à des températures légèrement au-dessus du point de congélation pendant 35 à 90 jours. Si les conditions ne sont pas propices à la stratification, la germination n'aura pas lieu (Yawney et Clayton, 1968).

Suivant une bonne période de stratification, les graines de l'ES ont une très haute capacité de germination, avec des moyennes de 95% ou plus (Yawney et Clayton, 1968). La température optimale de germination est d'environ 1°C, le plus bas de toutes les espèces forestières connues (Godman et Mattson, 1981). La germination décroît rapidement lorsque la température augmente, et peu ou aucune germination survient au-dessus de 10°C. Dans des conditions naturelles, les cotylédons sont déjà sortis et en croissance avant même que la neige soit disparue dans les régions du nord. Cette caractéristique unique de la germination à des températures basses est probablement responsable de l'abondance de la régénération d'érable à sucre dans la plupart des conditions de peuplement nordique. Une autre caractéristique majeure de la germination des graines d'érable à sucre est le développement vigoureux d'une forte racicule qui possède la force et la durée de pénétrer et de parvenir à la litière de feuilles lourde du sol minéral au cours de la période humide.

Les semis d'érable à sucre sont très tolérants à l'ombre et peuvent survivre pendant de longues périodes de suppression. Dans une étude de la hauteur des semis de 5 ans sous ombre dans le centre de l'Ontario, les semis les plus hauts ont été observés sous environ 65% d'ombre (35% d'ensoleillement), avec une moyenne d'environ 127 cm

de haut (Logan, 1965). La hauteur des semis était supérieure à 102 cm sous 35% à 90% d'ensoleillement et diminuant dans les deux extrêmes - fort ensoleillement et sous plus de 65% d'ombre. . Une constatation importante dans cette étude était que l'arrosage supplémentaire était nécessaire pour la survie à plus de 55% de plein soleil. Le poids sec et le développement racinaire ont été peu affectés par le niveau de lumière. Une étude au Vermont sur différents niveaux d'ombre n'a montré aucune différence significative dans les plantules cultivées sous 0, 30, et 60% d'ombre mais une diminution marquée dans le développement sous 90% d'ombre a été observé (Yawney, 1976).

Le début de la croissance de l'ES est lent, en partie parce qu'elle se régénère fortement ombragés. Dans les peuplements naturels, les jeunes semis sont sensibles aux conditions d'humidité de surface car ils possèdent un système racinaire fibreux peu profond se trouvant entre la litière et l'interface du sol minéral typique des podzols. Avec une augmentation graduelle de la lumière, les systèmes racinaires pénètrent plus profondément dans le sol minéral et la croissance en hauteur augmente.

1.3 Objectifs et hypothèses

Pour qu'une migration nordique soit une réussite en réponse au réchauffement de la planète, une espèce forestière doit germer, grandir, pouvoir reproduire et établir de nouvelles recrues, et en même temps faire concurrence avec ceux dont les limites méridionales avancent aussi vers le nord. L'ES est une espèce arborescente dominante de la forêt feuillue du nord-est de l'Amérique du Nord. Dans cette étude, le potentiel

de cette espèce à s'étendre à l'intérieur de la forêt mixte (transition forêts feuillues-boréales) et d'étendre la limite nordique de son aire de répartition dans l'ouest du Québec, dans l'avènement du réchauffement de la planète, a été analysée. Des études ont montré que l'ES, à la limite nord de son aire de répartition, dans le nord-est de l'Amérique du Nord, pourraient montrer des taux de croissance accrus dus au réchauffement de la planète (Goldblum et Rigg, 2005) probablement en raison d'un allongement de la saison de croissance à des latitudes plus élevées permettant une plus grande absorption de carbone (Euskirchen et al., 2006) et en changeant sa phénologie.

Il serait néanmoins intéressant de savoir si la colonisation (avec le succès de la germination et l'établissement des semis) de nouveaux habitats par l'ES, au-delà de sa limite nordique actuelle, serait possible avec le changement climatique. L'étude vise à évaluer l'effet des facteurs climatiques sur la germination des graines et l'établissement des semis d'érable à sucre à et au-dessus de la limite nordique de son aire de répartition dans l'ouest du Québec. Nous avons émis les prédictions qu'à la limite nordique de l'aire de répartition de l'ES

- (1) La capacité de germination des graines, l'établissement des semis et la survie diminueraient du sud au nord, le long d'un gradient latitudinal, à cause d'une diminution de la température en saison de croissance
- (2) Des conditions rudes seraient nuisibles à la germination des graines et à la croissance des semis au-dessus de la limite nordique de son aire de répartition

Pour déterminer la capacité de germination et de croissance de l'ES à l'intérieur de son aire de répartition, à l'ouest du Québec, cinq (5) sites, avec des conditions de sites

similaires, ont été choisis, couvrant trois domaines bioclimatiques dont l'érablière à bouleau jaune, la sapinière à bouleau blanc et la pessière à mousses. Du sud au nord, ces cinq sites sont Kipawa, Kekeko, Monsabrais, Hedge et Muskuchi. Kekeko est à la limite nordique de l'ES, dans la répartition discontinue de l'ES. Sur chaque site, une expérience de germination et de transplantation ont été mis en application. Des graines de l'ES, provenant de l'unité Ville-Marie (paysage régional 37) et fournies par la pépinière de Berthier, ont été semées sur chaque site dans du terreau spécialement conçu. Ce terreau a aussi été utilisé pour l'expérience de transplantation des semis d'ES sur chaque site. En plus de la différence latitudinale, deux autres effets traitements ont aussi été observés pour les deux expériences: la germination/transplantation (a) en plein soleil et (b) sous ombrière (75% d'ombre). La capacité de l'ES à germer, à grandir et à survivre dans les sites se trouvant plus au nord a été comparée à ceux se trouvant à la limite de répartition et dans la répartition continue de l'ES. Les résultats nous donnent un aperçu de la réaction de l'ES face au réchauffement climatique.

CHAPITRE II

GERMINATION AND GROWTH OF SUGAR MAPLE
(*ACER SACCHARUM* MARCH.) ABOVE ITS NORTHERN RANGE LIMIT IN
WESTERN QUEBEC, CANADA.

2.1 Abstract

With the impending change in global climate, drastic changes in forest dynamics and composition are expected to occur at the transition zone between hardwood and boreal forests of northeastern North America. To evaluate the response of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) to future global warming and its potential in migrating beyond its present northern range limit, germination and transplantation experiments were carried out. Seeds and seedlings of sugar maple, obtained from a nursery, were respectively sown and transplanted in five (5) sites under full-sunlight and under 75% shade cloth along a latitudinal gradient in western Quebec, Canada to evaluate the percentage germination and growth rate at and above its northern range limit. Both germination and growth rate decreased with increasing latitude, the species generally preferring shade over full sunlight conditions. Sugar maple can germinate and grow successfully some 40 km beyond its actual northern range limit, however it becomes severely affected by frost above this latitudinal threshold. We suggest that given its tolerance to shade and a wide variety of forest floors, sugar maple would most probably invade adjacent boreal forest communities with more favorable conditions created by climate warming.

2.2 Résumé

Avec le changement imminent dans le climat mondial, des changements drastiques dans la dynamique et la composition des forêts sont censés se produire au niveau de la zone de transition entre les forêts feuillues et boréales du nord-est du continent nord-américain. Pour comprendre comment l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.)

réagira face au réchauffement planétaire et pour évaluer son potentiel de migrer au-delà de sa limite nordique actuelle, des expériences de germination et transplantation ont été effectuées. Les graines et les semis d'érable à sucre, obtenus à partir d'une pépinière, ont été respectivement semées et transplantés sur cinq (5) sites en plein soleil et sous 75% d'ombre le long d'un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada pour étudier la germination et la croissance de l'espèce à la limite et au nord de son aire de répartition. Nous avons observé que le pourcentage de germination des graines et le taux de croissance des semis diminuaient du sud au nord de cette répartition et que l'espèce se développe mieux sous l'ombre. Les résultats révèlent également que l'érable à sucre peut germer et croître avec succès quelques 40 km au-delà de sa limite nordique de son aire de répartition actuelle de la région. Plus au nord, les températures encore plus basses sont néfastes au développement et à la survie de l'érable à sucre. De par sa tolérance à l'ombre et son adaptation à une large gamme de sols forestiers, et avec les conditions favorables qu'apporte le réchauffement climatique, nous pensons que l'érable à sucre pourra certainement envahir les milieux boréaux adjacents dans l'avenir.

2.3 Introduction

Based on the longest global surface temperature dataset available, the observed change between the average of the period 1850–1900 and of the Assessment Report 5 (AR5) reference period (1986–2005) is 0.61°C (IPCC, 2014). The increase of global mean surface temperature by the end of the 21st century (2081–2100) relative to 1986–2005 ranges between 0.3°C to 4.8 depending on the projected climatic scenario. Indeed, human activities, since the pre-industrial era, have increased the concentration of atmospheric greenhouse gases (such as carbon dioxide, which is

estimated to have been ~280 ppm under pre-industrial conditions) and aerosols, mostly due to the combustion of fossil fuels, agriculture and land-use changes, and reached their highest recorded levels in the 1990's. Low and high greenhouse gas (GHG) emission scenarios predict carbon dioxide (CO₂) would increase to ~700 ppm by the end of the 21st century (IPCC, 2007). In north eastern North America, historical records reveal that climate has already begun to change with air temperature risen by ~1°C (compared to a global average increase of ~0.74°C) with higher increases during winter (Hayhoe et al., 2007). Precipitation patterns have also been altered and are expected to change further during the next 100 years. In fact, an increase in precipitation by 10 mm/decade has been observed in northeastern United States during the 20th century (Hayhoe et al., 2007) and an increase in the intensity of rainfall and frequency of storms, and more precipitation occurring as rain and less as snow are drastic shifts being observed (Huntingdon et al., 2009).

The rates at which global surface temperatures have been predicted to rise over the next 100 years are far higher than those estimated since the beginning of the Holocene (Clark et al., 1998; McLachlan and Clark, 2004; McLachlan et al., 2005). Hence, drastic changes in geographical range limits of species are expected. At the southern range boundary, the climate-induced modifications in the species physiology, phenology and ecology will inevitably cause net extinction (Shwartz et al., 2001; Thomas et al., 2004; Hansen et al., 2006). At the same time, at northern range boundaries, increasing temperatures will allow net colonization by enabling species to colonize new suitable habitats which are beyond their original range boundary (Pitelka et al., 1997; Clark et al., 1999; Shwartz et al., 2001; Higgins et al., 2003). Indeed, to remain in equilibrium with their potential climatic envelopes, many plant species in north eastern North America will have to migrate towards the north (Iverson and Prasad, 1998; Malcolm et al., 2002; Iverson et al., 2004) and thus

compete with boreal forest species. In fact, the boreal forest is expected to experience the most global-warming-induced changes of any other forest biome.

Another aspect of climate change having a potential impact on forest ecosystems are disturbance regimes, especially fire. With an increase in intensity and frequency of forest fires caused by global warming, especially in the southern boreal area of eastern North America the transition zone between temperate and boreal forest is expected to encounter many changes in its species composition and ranges by 2100 (Bergeron et al., 2001; Bergeron et al., 2004). The destructive impact of forest fires coupled with the resulting habitat fragmentation will limit the composition of species in the transition zone to those with high resistance to fire and higher dispersal capacities (Bergeron et al., 2004).

At both northern and southern range limits, species encounter severe conditions and thus determining their distribution. At the margins of northern ranges of species, lower temperatures and shorter growing seasons tend to constrain growth (Kramer et al., 2000; Boisvenue & Running, 2006). But the most severe constraint a tree faces north of its usual range results from frost damage. Extreme winter cold can destroy terminal buds, crack trunks and cause scald on the bark, and can also limit reproductive activities (Woodward, 1990). Early spring growth is particularly susceptible to late frosts because the tissue is actively growing and is not lignified (Larcher & Bauer, 1981).

In contrast, at the southern limit of a given species, an increase in temperature could theoretically result in growth reduction. Indeed, plant growth could become increasingly limited by water availability to support higher transpiration (Boisvenue

& Running, 2006) and to sustain higher maintenance respiration (Girardin et al., 2012).

For successful migration to take place, as a response to global warming, a plant species must germinate, mature, reproduce and establish new recruits northward, and at the same time compete with those whose southern boundaries are retreating. In this study, the potential of sugar maple (*Acer saccharum* Marsch.), a dominant tree species of the northern hardwood forest of northeastern North America, to expand within its present discontinuous distribution within the mixedwood forest (deciduous-boreal forest ecotone) and to extend its northern range limit in western Quebec, in the advent of global warming, was analyzed. Studies have shown that sugar maple, at its northern range limit, in northeastern North America, could show increased growth rates following global warming (Goldblum & Rigg, 2005) due probably to a lengthening of the growing season at higher latitudes allowing greater carbon uptake (Euskirchen et al., 2006) and changing its phenology.

It would be interesting, nevertheless, to know whether colonization (successful germination and establishment of seedlings) of new habitats by sugar maple further north of its actual range limit would be possible in the advent of climate change. The study aims to evaluate the effect of climatic factors on the germination and establishment of sugar maple seedlings at and above its northern range limit in western Quebec. It was forecasted that at the sugar maple northern range limit

- (1) The capacity for seed germination, seedling establishment and survival decreases from south to north due to decreasing growth season temperatures
- (2) Harsh climatic conditions prevent both seed germination and seedling growth above its northern range limit

2.4 Materials and Methods

2.4.1 Study area

The study area lies in western Quebec, stretching from the Abitibi-Témiscamingue region to the James Bay region and is part of the Quebec and Ontario Clay Belt formed by clay deposits left by proglacial Lake Barlow-Ojibway (Veillette 1994). It has two distinct climatic regions divided by a demarcation in the vicinity of Rouyn-Noranda and Val-d'Or. The northern part has a subpolar, subhumid climate with an annual temperature of 0.13°C, total annual rainfall ranging from 835 mm to 1145 mm, and a medium growing season of 110 to 120 days (Agriculture and Agri-Food Canada, 2014). The southern portion has a mild subpolar climate with a long growing season ranging from 120 to 150 days (Agriculture and Agri-Food Canada, 2014), average annual temperature of 2.19°C and total annual rainfall varying from 797 mm to 1253 mm. The border between these two climatic regions roughly corresponds to the transition between the balsam fir -white birch bioclimatic domain in the north and the balsam fir - yellow birch bioclimatic domain in the south.

Experiments were carried out in three bioclimatic domains: sugar maple - yellow birch domain, the balsam fir - white birch domain and the spruce-moss domain. The sugar maple - yellow birch domain lies in the northern temperate zone and represents the northernmost part of the hardwood forest in Quebec (Majcen, 2003). On mesic sites, yellow birch is one of the most predominant companion species to sugar maple. American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.), northern red oak (*Quercus rubra* L.), white ash (*Fraxinus americana* L.), American elm (*Ulmus americana* L.), and eastern hemlock (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.) are also found within this domain but rarely above the northern boundary of the hardwood forest subzone. The northern limit of

the sugar maple–yellow birch domain also corresponds to the northern limit of continuous sugar maple distribution.

In western Quebec, most of the discontinuous sugar maple distribution lies within the balsam fir–yellow birch domain. In fact, sugar maple stands become smaller and rarer as one moves further north until the northern limit of that species which is situated at the southern fridge of the balsam fir–white birch domain representing the southern part of the boreal zone. This zone is characterized by a dominance of balsam fir and white spruce with white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) on mesic sites. Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) can be found in less favourable sites often growing alongside white birch and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.). Further north in the boreal zone, the spruce–moss domain is characterized by extensively dominating black spruce accompanied by other secondary species such as balsam–fir in favourable areas like hill slopes.

2.4.2 Study sites

We selected five sites along a latitudinal gradient covering the three bioclimatic domains (Fig. 1). Kipawa (KIP) site was located within continuous sugar maple distribution range in western Quebec, in the sugar maple - yellow birch domain. Kekeko (KEK) was located at the southern border of the balsam fir–white birch domain and represents the northern range limit of sugar maple in western Quebec. Three other sites, Monsabrais (MON), Hedge (HED) and Muskuchi (MUS), were selected to study the potential for sugar maple to germinate and survive above its

present northern range limit, and were located in the balsam fir - white birch domain (MON and HED) and in the spruce - moss domain (MUS).

2.4.3 Climate data

Meteorological data for each study site were obtained for the period 1981-2010 (Environment Canada, 2014; Table 2). As a supplement to the meteorological data obtained from various stations along the latitudinal gradient (Table 2), a HOBO temperature data logger (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA), set to record temperature at 30 minutes interval, was placed at about 15 cm above the soil level in each site from 2005 to 2007. Recording started in May except for 2006 when it started in June due to delayed receipt of new data loggers. Record stopped at the end of September in each year. In 2006 and 2007, we used two LogTag humidity and temperature sensors (LogTag Recorders Limited, Auckland New Zealand) to record both humidity and temperature at 30 minutes interval at each site, one in a non-shaded plot and the other in a shaded plot, both hooked at 15 cm above the growing medium level on a wooden rod anchored in the soil.

2.4.4 Experimental setup and data collection

The chosen sites represented open spaces of at least 200 m² which were levelled and cleared of any tall or bushy plants before implementation of the experiment. For both the germination and transplantation experiments, we adopted a randomized block design with three replicates and two different shade treatments, non-shaded (full

sunlight) and shaded (75% shading level). Each plot consisted of a wooden box anchored into the soil and filled with a growing medium, a mixture of one-third peat, one-third perlite and one-third loamy-sand. This mixture has been used earlier for experimental studies on this species (Ward et al., 1981). To eliminate possible effects of edaphic factors and to test only climatic effects, we used the same growing medium at all sites.

2.4.5 Germination experiment

We carried out the germination experiment in the boxes, which were 1.6 m long, 0.6 m wide and 0.10 m deep. Shade cloth (75% shading level) was mounted on wooden frames (1.6 m long and 0.6 m wide) above 'shade' plots. Sugar maple seeds were obtained from the Pépinière de Berthier, a nursery managed by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) of Quebec. Seeds were moist stratified at the nursery at 1-3°C for 13 weeks and stored, upon receipt, at a temperature of 5°C to prevent them from germinating and to avoid the spread of fungi. One hundred seeds were removed from storage and transported in a cold box to each site. We started sowing at the southernmost site (KIP) and proceeded with more northerly located sites, completing the sowing over the period of six days. During sowing, the spacing varied from 7 to 10 cm giving a total about 100 seeds per replicate/box. Each site was fenced with barbed wire to protect seeds and seedlings emerged against predation by large mammals and repellents were used to drive off smaller animals like hares.

One month after sowing, we recorded percent germination as

$$[\text{seedlings present}/\text{seeds sown}] \times 100$$

The value was averaged for each site and for seedlings under full sunlight and under shade. The same experiment was repeated in 2006 and 2007. Figures 2.2 and 2.3 shows germinated seeds under full-sunlight and under 75% shade cloth.

2.4.6 Transplantation experiment

For the transplantation experiment, we obtained forty (40) one month old healthy sugar maple seedlings from the nursery. The length and width of the anchored wooden boxes were identical to those used for germination test but to allow adequate space for root development, the depth was increased to 0.20 m (i.e. 0.30 m). A wooden structure, 1.3 m high, was constructed above the 'shade' plots to install shade cloths (75% shading level). To avoid shading of non-shaded plots by shaded plots, we spaced plots by at least 2 m and placed the longer sides parallel to the sun's path. Transplantation was carried out in each plot with a spacing varying from 12 to 14 cm between each seedling (40 seedlings per replicate/box) in early summer 2005. Each site was fenced with barbed wire to protect seedlings against predation by large mammals and repellents were used to drive off smaller animals like hares.

To calculate the average change in height and basal diameter under each treatment for each site we recorded height and basal diameter of each seedling at the time of transplantation in 2005, and at the end of the growing season in 2006 and in 2007. Height and basal diameter of seedlings were measured using a folding metric ruler and a digital electronic calliper.

The ratio of height to basal diameter provides information on the sturdiness of seedlings. A high ratio indicates a relatively slender seedling and a low ratio indicates a stouter seedling. Seedlings with high ratios are generally more susceptible to damage by strong wind and frost. We calculated this ratio for each treatment at all sites, except for sites HED and MUS for the year 2007 when the seedlings were severely affected by frost. In that year the parts of the plants above snow level were completely destroyed whereas the part below snow level was protected and grew laterally. The seedlings became short bushy plants by the end of the growing season of 2007. As a result, for HED and MUS only the measurements made in 2006 were taken for analyses.

Frost injury results from freezing of the liquid inside individual cells and ice formation, leading to cell wall rupture. To evaluate the degree of frost damage experienced by seedlings, we recorded stem heights at which cambium was disrupted by cold. Above this point, we observed no new growth at the end of the growing season.

2.4.7 Statistical analyzes

We tested the first hypothesis by running an ANOVA on percentage germination, height increment, basal diameter increment and ratio of height to basal diameter. Raw data on height and basal diameter were collected in 2005, 2006 and 2007 and any missing values due to mortality were discarded. Mean height increment, basal diameter and ratio height: basal diameter were calculated for 2006 and 2007 separately and then averaged for each sapling before statistical analyses. Using

ANOVA with Fisher's least squares difference test, we ran pairwise comparisons of mean percent germination between sites, under each shade treatment and for each year. Kruskal-Wallis non-parametric tests were performed to detect significant differences in height increment, basal diameter increment and height to basal diameter ratio among sites and shade treatments. Records were averaged for 2006 and 2007. Multiple pairwise comparisons between sites were performed using the Bonferroni (Dunn) procedure/Two-tailed test. The Bonferroni (Dunn) procedure takes into account the number of comparisons to be made and is more conservative (less likely to find a significant difference) than the Tukey or Scheffé test in comparisons of pairs of group means, and it is considered to be the most conservative option among Multiple Comparisons Procedures in most situations. It can be applied to general hypothesis tests in addition to ANOVA. The Bonferroni (Dunn) procedure is implemented by computing a new α -level for each multiple comparisons test based only on the overall α -level for the study and the number of comparisons to be made.

2.5 Results

2.5.1 On-site temperature and humidity

Due to damage of loggers by animals and bad weather, the temperature record was discontinuous at HED (2005), MUS (2005), KIP (2007) and MON (2007) (Figure 2). At MUS, however, a new data logger was installed in August 2005 to finalize reading in September 2005. Mean monthly temperature and mean monthly percent relative humidity under non-shaded and shaded plots in each site, as recorded by the LogTag sensors, are shown in Figures 3 and 4 respectively. Monthly temperature records

obtained from Environment Canada are also plotted alongside the monthly temperature data.

2.5.2 Germination experiment

Pairwise comparison of mean percent germination between sites (Table 3) suggested that for both treatments, the highest mean percent germination was recorded at the southernmost site, KIP, and was significantly higher ($P < 0.05$) than in all the other sites. No significant difference ($P > 0.05$) was observed between KEK (northern limit site) and MON (~ 40 km north of KEK) for both non-shaded and shaded plots. Very low germination was observed at HED and MUS, especially in plots under 0% shade ($\bar{x} \pm \text{SD}$: $5.2\% \pm 2.0$ and $3.3\% \pm 2.1$ respectively). In all sites, mean percent germination was significantly higher in shaded plots. This difference, however, tended to decrease with increasing latitudes.

2.5.3 Growth and sturdiness

Mean height increment significantly declined along south to north gradient (Tables 4 and 5) in both shade treatments, though no significant difference in increment was observed between seedlings grown at HED and MUS under shade.

Basal diameter increment did not follow the same pattern as that of height increment. Under full sunlight, the highest increments were observed at the southernmost (KIP)

and northernmost (MUS) sites, as compared to other sites. Under shade, the highest increments were observed at KEK and MON, as compared to KIP and HED.

Mean sturdiness of seedlings at KIP, under full sunlight, was significantly higher than at MON and HED. Seedlings grown at these two latter sites were the most slender and were thus susceptible to frost injury. However, it was at the two northern-most sites (HED and MUS) where the frost injury was the most pronounced resulting in the death of the upper parts of all seedlings in 2007. Seedlings at MUS had significantly higher basal diameter increment than those at HED. This may explain the insignificant difference in the sturdiness between seedlings planted at KIP and MUS.

Seedlings grown under shade condition at KIP grew significantly faster and taller than that recorded at other sites but with mean diameter increment as low as those at HED and MUS, they showed a high mean ratio height: basal diameter. However, seedlings grown at KIP were unaffected by frost injury. Due to very low diameter increment under shade treatment, seedlings at HED were significantly slender than those grown at other sites.

In general, seedlings grown under shade showed significantly higher height increment than those grown under full sunlight. In all study sites, no significant differences were observed in sturdiness (i.e. the ratio height vs basal diameter) between seedlings planted under full sunlight and under shade. No interaction effects were observed in either of the analysis carried above.

2.6 Discussion

We confirm our first hypothesis that the potential for sugar maple seeds to germinate and for seedlings to grow decreased with increasing latitude. We also observe that shading improved seed germination and seedling growth. Our second hypothesis is true only for observations made at Hedge (49.2°N) and at Muskuchi (49.5°N) whereby harsh climatic conditions caused very low germination and was detrimental to seedling growth. At Monsabrais (48.5°N), however, some 40 km above the northern range limit (Kekeko), sugar maple seeds were able to germinate and successfully grow into seedlings. In the transplantation experiment, analysis of seedling growth rate showed similar responses suggesting, although the results span only two years, that factors other than climate might be the determinants of the actual northern range limit of sugar maple in western Quebec.

Germination was limited at the two northernmost sites (Hedge and Muskuchi) most likely because of low spring temperatures which caused high mortality. Seedlings transplanted at the two northernmost sites (Hedge and Muskuchi) were significantly affected by low winter temperatures resulting in upper parts of seedlings being completely frost dried. The lower parts were most probably covered by snow during winter and likely protected from frost injury. In summer, those seedlings continued to grow laterally thus explaining the high basal diameter increment especially at Muskuchi. We suggest that a trend toward milder winter temperatures, observed under most of warming scenarios (IPCC, 2014), might favour growth of sugar maple seedlings even at high latitudes. In addition, snow cover during winter, which is projected to increase under future climate (IPCC, 2014), will likely benefit sugar maple seedlings at these latitudes.

Overall, we can observe that shade favors height increment in all sites and especially at the southernmost site (Kipawa). This is a response of shade-tolerant species like sugar maple, where they tend to make the most of lower light intensities in forest understory and grows faster. It is important not to attribute the significantly larger height increment, at Kipawa, compared to that observed at other more northerly sites, to etiolation. In a similar study (Clark & Schlarbaum, 2003), sugar maple seedlings growing in shade have shown improved height growth, increased diameter of root and first-order lateral roots.

Despite being one of the most shade-tolerant tree species in northern hardwood forests (Burns & Honkala, 1990), sugar maple requires canopy gaps for survival and recruitment to the forest canopy (Canham, 1988) and future climate may provide better regeneration possibilities for this species through reduced mortality rates caused by frost injury. Furthermore, disturbances caused by fire and pest outbreaks within boreal forests, especially in the southern boreal area of eastern North America, i.e., the transition zone between temperate and boreal forest, would most likely increase due to global warming (Bergeron, 2000; Bergeron et al., 2004). Hence, the availability of micro-sites with better illumination would increase, and thus favouring the invasion of sugar maple (Burke & Grime, 1996; Kellman, 2004). Many authors have shown that sugar maple seedlings have high potential of establishment and survival in boreal forests understory (Kellman, 2004). However, predation by small mammals and insects may be a limiting factor in maple expansion northwards.

Patterns of aboveground growth, branching and leaf architecture adopted by sugar maple help it thrive even under low light intensities. In low gap light levels, sugar maple saplings tend to develop larger leaves without proportionally increasing the total length or surface area of shoots (Canham, 1988). This characteristic help

increase the fraction of incident radiation intercepted by leaves without a significant increase in the metabolic cost related to production and maintenance of branches. Less shade-tolerant species of boreal understory, like beech and yellow birch, might show faster growth rates and higher extension growth exploiting available space (Hibbs, 1982; Beaudet & Messier, 1998). However, eventual closure of canopy gaps result in higher mortality rates of these species, compared to sugar maple (Kitajima, 1994).

To understand the lower growth rate of sugar maple compared to other species growing understory it is crucial to consider the trade-off involved between growth and shade tolerance adopted by the species. Survival of the species is due to energy conservation traits, i.e., growth is traded-off to maximise biomass allocation to energy conservation for survival (Sanford et al., 2003). Conversely, biomass and energy conservation traits that maximize survival in the understory are traded off against growth potential in openings (Walters and Reich, 2000). Studies of trade-off strategies in forest communities have revealed potential responses of boreal species to changing climate. A trade-off between cold hardiness and maximum height growth rate exists within species growing in cold conditions (Loehle, 1998), whereby species tend to favour investments into cold hardiness rather than to growth to avoid frost damage. Because of the short growing season and difficulties associate with regrowth in such environment, the strategy of boreal plants is adapted to minimize the damage risks. Hence, the energy is diverted to components of growth that reduce those risks, such as, herbivore defences and increased frost tolerance. This conservative growth strategy leads to slow height growth even under the most favorable conditions. Seedlings of many of the northern conifers can take 10 years to reach a height of 0.3 m, revealing a slow and possibly genetically controlled growth (Loehle, 1998). We can state, therefore, that those developmental strategies acquired by boreal species over thousands of years of adaptation will most likely be in favor of sugar maple,

which has more rapid growth rates, to move into northern habitats and compete more easily with boreal species.

Besides its shade-tolerant advantage over other deciduous southern species, sugar maple may compete better as an invasive species due to its ability to establish itself in a wide variety of forest floors. Its seedlings are relatively insensitive to differences in forest floor between hardwood and boreal forests (Barras & Kellman, 1998). Boreal forest floors are generally characterized by deep and poorly decomposed litter layers with abundant moss cover compared to those of northern hardwood forest which are relatively thinner but composed of decomposing leaves (Bonan and Korzuhin, 1989). Sugar maple seedlings, compared to birch and beech, exhibited the largest ecological amplitude (Barras and Kellman, 1998). Specifically, they can grow on the sites with deep organic layer suggesting that sugar maple has the capacity to regenerate well in both boreal and hardwood stands.

Presence of sugar maple in boreal communities may be limited by a factor not related to direct influence of climate on growth processes. Successful growth of planted maple seedlings but lack of mature population in the areas above the species northern limit speak in favour of this observation. The most plausible explanation would be that low temperatures have been suppressing sugar maple populations, minimising their capacity for invading boreal forests. At its northern range limit sugar maple have adopted strategies to escape the effects of low temperatures, such as a delay in the budburst onset. Nevertheless, the presence of stunted trees with extensive stem lesions in an old sugar maple forest in Ruisseau Clinchamp (48°10'42"N; 79°27'21"W; ~388 m a.s.l.) indicated that low temperature injury at the northern fringes of its distribution may be unavoidable. The pattern of sugar maple establishment and survival at Monsabrais at 48.5°N suggests that global warming

may help sugar maple invade neighbouring boreal communities. However, further studies are required to investigate the potential of sugar maple to invade new habitats further north of its actual range limit.

Recent studies confirming non-climatic factors affecting distribution and abundance could also be of interest to better understand the response of sugar maple to global warming. High basal area of mature sugar maple stands, for instance, increased sugar maple seedling density (Graganic et al., 2013) irrespective of the location of the stand along the S-N gradient. Drobyshev et al. (2014) studying regeneration of yellow birch (*Betula alleghaniensis*) along a 200 km latitudinal gradient covering three bioclimatic domains in western Quebec, clearly shows large differences in seedling densities within bioclimatic domains and no differences between domains. It is suggested, therefore, that the presence of sites with suitable conditions within bioclimatic domains would be more important than climatic factors in controlling abundance of yellow birch. Incidence of disturbances, in the mixedwood forest and beyond, such as stand-replacing fires, favoring more light environments, could also explain resilience of a particular species above its continuous distribution and override the direct effect of cold climate on growth (Tremblay et al., 2002; Zhang et al., 2015).

Drought stress may be a potential barrier for the northward invasion of sugar maple (Fritts, 1976; Tardif & Stevenson 2001). Elevated summer temperatures during the year preceding ring formation can cause temporary drought stress because of high evapotranspiration rates, which can lower the levels of stored carbohydrates, resulting in lower growth during the following year. Growth and survival of sugar maple might also be affected by long periods of drought because of its susceptibility to solar radiation and water stress during early developmental stages (Kriebel, 1957). In these conditions, shade provided by forest canopy would be most needed during critical

stages of growth and shade may provide needed protection during a critical stage of development.

2.7 Conclusion

Establishment and survivorship of sugar maple above its actual range limit in western Quebec is plausible, global warming likely favoring its into boreal forests in the coming decades. Milder temperatures in the northern hemisphere will perhaps affect boreal species at their southern range limit and thus bring a competitive advantage to hardwood species. Sugar maple presents a number of characteristics which may prove valuable during its migration. These are faster growth understory and better effectiveness in thriving under temporary available light through canopy gaps caused by disturbances. In fact, better illumination is expected under mature boreal forest canopy. Sugar maple can adopt developmental strategies, like leaf architectural patterns, under shade allowing higher efficiency in capturing maximum available light. Also, sugar maple thrives in a wide range of forest floors, including boreal forest floors with less decomposed matter and moss cover. There is enough evidence, therefore, to stipulate that the invasion of *Acer saccharum* into neighboring boreal forests would be relatively easy in the advent of global warming.

2.8 Acknowledgements

This study was made possible by financial support provided by the NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management (Y.B.) and a NSERC strategic Grant to F. Tremblay. We thank the nursery situated at Sainte-Geneviève-de-Berthier, QC, managed by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) of Quebec, for providing sugar maple seeds and seedlings that were required for this study. We are also grateful to the MFFP for the space allocated within forested areas along the latitudinal gradient from study sites Kipawa to Muskuchi for the setup and implementation of this project.

2.9 References

- Agriculture and Agri-Food Canada. (2014). Growing Season (1971-2000) for Quebec. <http://www.agr.gc.ca/en> (accessed 05.09.15).
- Barras, N. and Kellman, M. (1998). The Supply of Regeneration Micro-Sites and Segregation of Tree Species in a Hardwood/Boreal Forest Transition Zone." *Journal of Biogeography* **25** (5): 871-881.
- Beaudet, M. and Messier, C. (1998). Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **28** (7): 1007-1015.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* **81**: 1500-1516.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. and D. Lesieur. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. for. Res.* **31**: 384-391
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A. and P. Lefort. (2004). Past, current and future fire frequency in the Canadian boreal forest: implications for sustainable forest management. *Ambio* **33**(6): 356-360
- Boisvenue, C. and Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity: evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* **12**: 862-882.
- Bonan, G. B. and M. D. Korzuhin (1989). Simulation of moss and tree dynamics in the boreal forests of interior Alaska. *Vegetatio* **84**: 31-44.
- Burke, M. J. W. and J. P. Grime (1996). An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* **77**: 776-790.
- Burns, R. M. and B. H. Honkala, Eds. (1990). *Silvics of North America, Vol. 2. Hardwoods*. Washington, DC, United States Department of Agriculture Handbook No. 654.
- Canham, C. D. (1988). Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees: Response to Canopy Gaps. *Ecology* **69** (3): 786-795.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb III., T. and Wyckoff,

- P. (1998). Reid's paradox of rapid plant migration – Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* **48** (1): 13-24.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. and HilleRisLambers, J. (1999). Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* **80** (5): 1475-1494.
- Clark, S. L. and S. E. Schlarbaum (2003). Growth comparisons between open-pollinated progeny of sugar maple grown under shade and in full sunlight. *HortScience* **38** (2): 302-303.
- Drobyshev, I., Guitard, M-A., Asselin, H., Genries, A. and Bergeron, Y. (2014). Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **44**: 720-731.
- Environment Canada, 2014. Canadian Climate Normals 1981–2010. <http://www.climate.weather.gc.ca/> (accessed 25.11.14).
- Euskirchen, E. S., A. D. McGuire, D. W. Kicklighter, Q. Zhuang, J. S. Clein, R. J. Dargaville, D. G. Dye, J. S. Kimball, K. C. McDonald, J. M. Melillo, V. E. Romanovsky and N. V. Smith. (2006). Importance of recent shifts in soil thermal dynamics on growing season length, productivity and carbon sequestration in terrestrial high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* **12** (4): 731-750.
- Fritts, H. C. (1976). *Tree rings and climate*. London, Academic Press.
- Girardin, M. P., X. J. Guo, P. Y. Bernier, F. Raulier and S. Gauthier (2012). Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. *Biogeosciences Discussions* **9**: 1021-1053.
- Graignic, N., Tremblay, F. and Bergeron, Y. (2013). Geographical variation in reproductive capacity of sugar maple (*Acer saccharum* Marshall) northern peripheral populations. *Journal of Biogeography* **41** (1): 145-157.
- Goldblum, D. and L. S. Rigg (2005). Dominant tree species growth responses to climate at the deciduous/boreal ecotone. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 2709-2718.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W. and Medina-Elizade, M. (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103** (39): 14288-14293.
- Hayhoe, K., C. Wake, T. G. Huntington, L. Luo, M. D. Schwartz, J. Sheffield, E. F. Wood, B. Anderson, J. Bradbury, T. T. DeGaetano and D. Wolfe (2007). Past

- and future changes in climate and hydrological indicators in the U.S.Northeast. *Climate Dynamics* **28**: 381-407.
- Hibbs, D. E. (1982). Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal for Forest Research* **12**: 522-527.
- Higgins, S.I., Lavorel, S. and Revilla, E. (2003). Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos* **101** (2): 354-366.
- Huntington, T. G., A. D. Richardson, K. J. McGuire and K. Hayhoe (2009). Climate and hydrological changes in the northeastern United States: recent trends and implications for forested and aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Forest Resources* **39**: 199-212.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2007). *Climate change 2007 – Mitigation of climate change - Summary of policymakers* (eds T. Barker et al.). UNEP.
- IPCC. (2014): Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1-32
- Iverson, L.R. and Prasad, A.M. (1998). Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs* **68** (4): 465-485.
- Iverson, L.R., Schwartz, M.W. and Prasad, A.M. (2004). Potential colonization of newly available tree-species habitat under climate change: an analysis for five eastern US species. *Landscape Ecology* **19**: 787-799.
- Kellman, M. (2004). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) establishment in boreal forest: results of a transplantation experiment. *Journal of Biogeography* **31** (9): 1515-1522.
- Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**: 419-428.
- Kramer, K., I. Leinonen and D. Loustau (2000). The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and

- Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* **44**: 67-75.
- Kriebel, H. B. (1957). Patterns of genetic variation in sugar maple. *Ohio Agr. Expt. Sta. Res. Bul.* **791**.
- Larcher, W. and H. Bauer (1981). Ecological significance of resistance to low temperature. New York, Springer-Verlag.
- Loehle, C. (1998). Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* **25**: 735-742.
- Majcen, Z. (2003). Raréfaction des espèces compagnes de l'érablière, Dans: les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière, P. Grondin and A. Cimon, coordonnateurs. MRNF, DRF, Québec, pp. 93-102.
- Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R.P., and Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* **29** (7): 835-849.
- McLachlan, J.S. and Clark, J.S. (2004). Reconstructing historical ranges with fossil data at continental scales. *Forest Ecology and Management* **197** (1-3): 139-147.
- McLachlan, J.S., Clark, J.S. and Manos, P.S. (2005). Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* **86** (8): 2088-2098.
- Messier, C. and P. Bellefleur (1988). Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand. *Canadian Journal of Forest Research* **18**: 615-622.
- Pitelka, L.F., Gardner, R.H., Ash, J., Berry, S., Gitay, H., Noble, I.R., Saunders, A., Bradshaw, R.H.W., Brubaker, L., Clark, J.S., Davis, M.B., Sugita, S., Dyer, J.M., Hengeveld, R., Hope, G., Huntley, B., King, G.A., Lavorel, S., Mack, R.N., Malanson, G.P., McGlone, M., Prentice, I.C. and Rejmanek, M. (1997). Plant migration and climate change. *American Scientist* **85** (5): 464-473.
- Sanford, L. N., R. A. Harrington and J. H. Fownes (2003). Survival and growth of native and alien woody seedlings in open and understory environments. *Forest Ecology and Management* **183**: 377-385.
- Schwartz, M.W., Iverson, L.R. and Prasad, A.M. (2001). Predicting the potential future distribution of four tree species in Ohio, USA, using current habitat availability and climatic forcing. *Ecosystems* **4** (6): 568-581.

- Tardif, J. and D. Stevenson (2001). Radial growth–climate association of *Thuja occidentalis* L. at the northwestern limit of its distribution, Manitoba, Canada. *Dendrochronologia* **19**: 179-187.
- Tremblay, F., Bergeron, Y., Lalonde, D. and Mauffette, Y. (2004). The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. *Journal of Biogeography* **29** (3): 365-373.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. and Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* **427** (6970): 145-148.
- Walters, M. B. and P. B. Reich (2000). Seed size, nitrogen supply and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* **81**: 1887-1901.
- Ward, T. M., J. R. Donnelly and C. M. Carl (1981). The effects of containers and media on sugar maple seedling growth. *Tree Planter's Notes* **32** (15).
- Woodward, F. I. (1990). The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **326**: 585-593.
- Zhang, Y., Bergeron, Y., Zhao, X-H., Drobyshev, I. (2015). Stand history is more important than climate in controlling red maple (*Acer rubrum* L.) growth at its northern distribution limit in western Quebec, Canada. *Journal of Plant Ecology* **8** (4): 368-379.

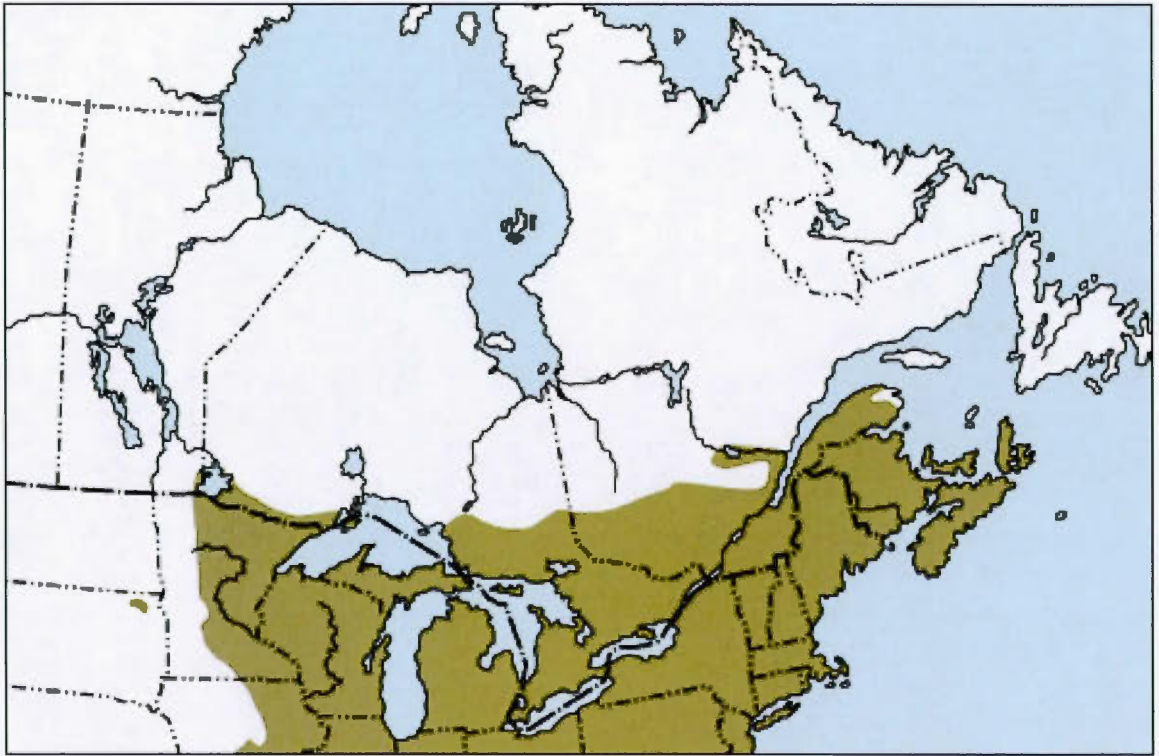


Fig 1.1 Sugar maple distribution map/*Carte de la répartition de l'érable à sucre*
(Source: Natural Resources Canada, 2004)

TABLE 2.1: COORDINATES AND ELEVATION OF STUDY SITES

Study site	Coordinates	Elevation (a.s.l)	Bioclimatic domain
MUS	49°55'55"N; 78°41'53"W	~284 m	Spruce-moss
HED	49°14'33"N; 78°18'38"W	~280 m	Balsam fir–White birch
MON	48°27'37"N; 79°25'06"W	~411 m	Balsam fir–White birch
KEK	48°11'27"N; 79°06'43"W	~304 m	Balsam fir–White birch (northern limit <i>A. saccharum</i>)
KIP	46°44'24"N; 78°54'19"W	~262 m	Sugar maple–Yellow birch

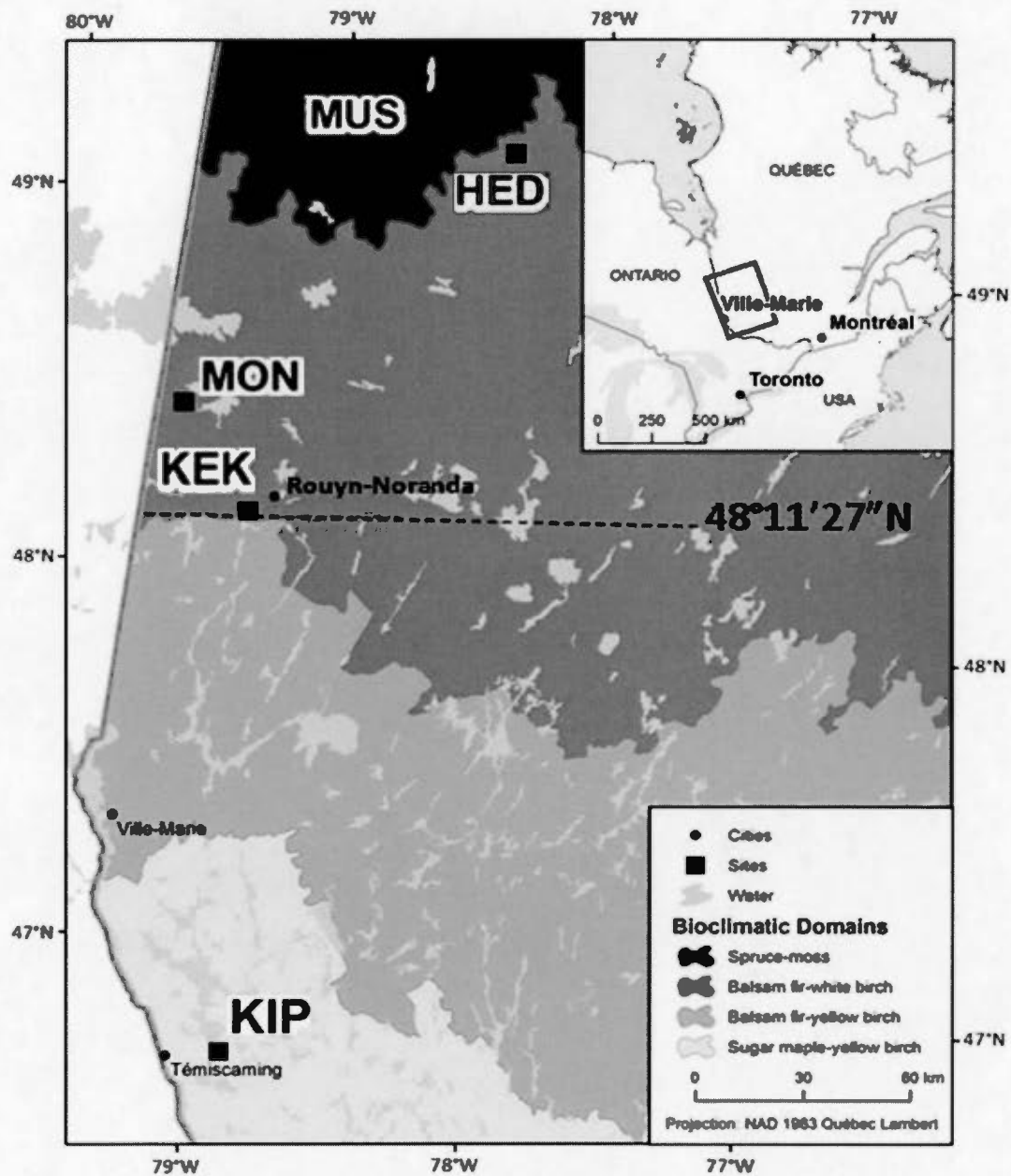


Figure 2.1: Study sites locations in four bioclimatic domains in western Quebec, Canada. The dotted line represents the northern limit of the distribution of *Acer saccharum* Marsh.

Table 2.2: Mean annual temperature, mean temperature of the warmest (July) and coldest (January) months, total annual precipitation, growing degree-days $>5^{\circ}\text{C}$ (April-August) and number of days, during the growing season (April-August), when temperature was below 0°C for each study site. The location and altitude of the closest meteorological station from which the data were obtained are also shown with the distance and direction from the study site (Source: Station Results – 1981 to 2010 Climate Normals and Averages, Environment Canada, 2014).

<i>Climatic factors</i>	<i>KIP</i>	<i>KEK & MON</i>	<i>HED & MUS</i>
Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$)	4.2	1.0	0.0
Mean temperature - July ($^{\circ}\text{C}$)	18.9	16.7	16.3
Mean temperature - January ($^{\circ}\text{C}$)	-12.5	-17.9	-19.2
Total annual precipitation (mm)	802.8	704.9	643.8
Growing degree days ($>5^{\circ}\text{C}$)	1412.6	1125.6	1054.7
Days $\leq 0^{\circ}\text{C}$	21.9	41.1	46.7
<i>Meteo stations</i>			
Location	North Bay A	Mont Brun	Joutel
Distance (km) & direction from site	59 SW	40 NE from KEK 57 E from MON	25 N from HED 61 SE from MUS
Altitude (m a.s.l)	370	305	290

Table 2.3: Pairwise comparisons (Fisher's LSD) of mean germination percentage between non-shaded and shaded treatments.

Latitude	Site	Germination percentage(mean \pm SE)	
		Non-shaded	Shaded
49.9	MUS	^c 3.3 \pm 0.7	^c 7.9 \pm 1.0
49.2	HED	^c 5.2 \pm 0.7	^c 11.0 \pm 1.3
48.5	MON	^b 12.2 \pm 1.1	^b 33.0 \pm 2.1
48.2	KEK	^b 14.9 \pm 0.9	^b 31.2 \pm 2.1
46.7	KIP	^a 18.4 \pm 1.6	^a 41.6 \pm 1.5

Means followed by the same letter, under each shade treatment, are not significantly different ($P < 0.05$).



Fig 2.2: Two-weeks old sugar maple seedlings under full-sunlight at the Monsabrais site (MON).

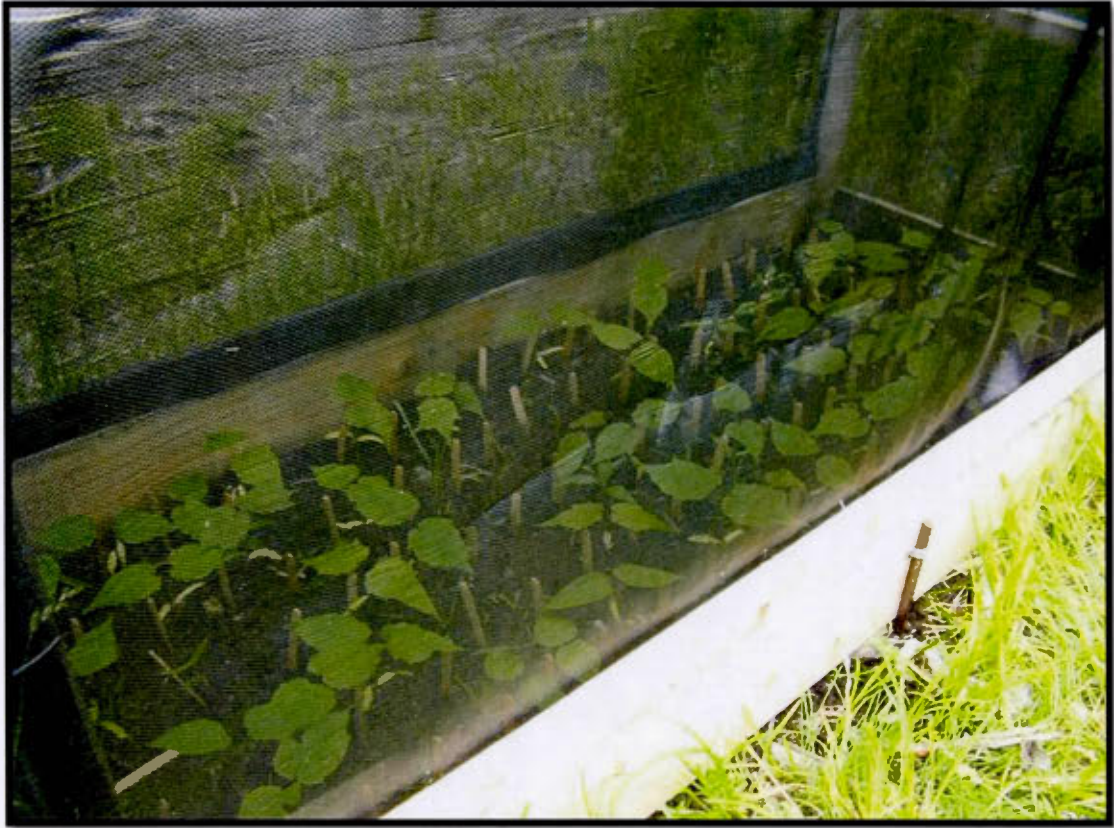


Fig 2.3: Two-weeks old sugar maple seedlings under 75% shade at the Monsabrais site (MON).

Table 2.4: Growth of maple seedlings under full sunlight along a latitudinal gradient in western Quebec. Observations represent mean of year 2006 and 2007 except for the HED and MUS which show data for the year 2006 only. Means followed by the same letter in each treatment column are not significantly different at the 5% level of significance.

Latitude and site ID	Mean Height Increment, mean \pm SE	Mean Basal Diameter Increment, mean \pm SE	Mean Ratio Height: Basal Diameter, mean \pm SE
49.5 (MUS)	^e 23.0 \pm 1.8	^a 2.37 \pm 0.1	^{ab} 69.9 \pm 2.3
49.2 (HED)	^d 12.9 \pm 0.8	^b 1.40 \pm 0.1	^b 79.6 \pm 2.9
48.5 (MON)	^c 44.1 \pm 2.3	^b 1.66 \pm 0.1	^b 75.6 \pm 1.4
48.2 (KEK)	^b 35.7 \pm 2.3	^b 1.59 \pm 0.1	^{ab} 72.0 \pm 1.7
46.7 (KIP)	^a 69.7 \pm 3.2	^a 2.83 \pm 0.1	^a 69.4 \pm 1.8

Table 2.5: Growth of maple seedlings under shade along a latitudinal gradient in western Quebec. Observations represent mean of year 2006 and 2007 except for the HED and MUS which show data for year 2006 only. Means followed by the same letter in each treatment column are not significantly different at the 5% level of significance.

Latitude and site ID	Mean Height Increment, mean \pm SE	Mean Basal Diameter Increment, mean \pm SE	Mean Ratio Height: Basal Diameter, mean \pm SE
49.5 (MUS)	^d 31.1 \pm 1.6	^{ab} 1.38 \pm 0.1	^b 72.8 \pm 2.5
49.2 (HED)	^d 39.0 \pm 2.1	^a 1.12 \pm 0.1	^a 92.9 \pm 3.3
48.5 (MON)	^c 68.4 \pm 2.4	^b 1.76 \pm 0.1	^b 80.3 \pm 2.2
48.2 (KEK)	^b 57.3 \pm 1.8	^b 1.78 \pm 0.1	^b 72.7 \pm 1.8
46.7 (KIP)	^a 122.1 \pm 6.6	^a 1.29 \pm 0.1	^a 92.8 \pm 1.8



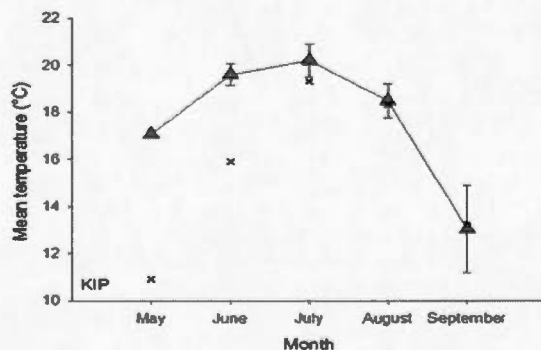
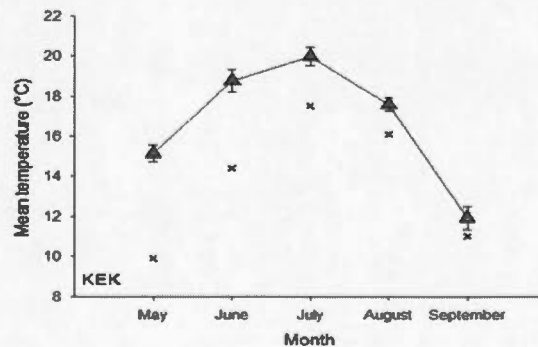
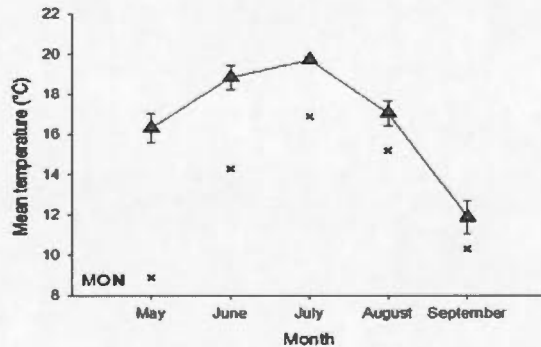
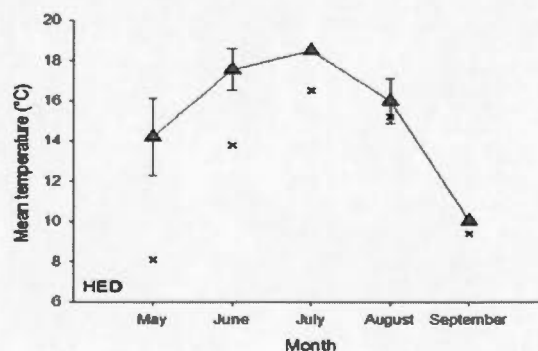
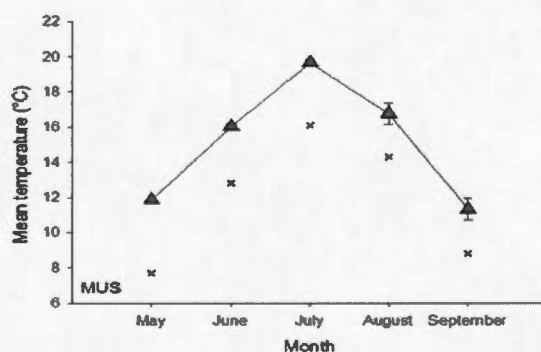
Fig 2.4: Transplanted sugar maple seedlings growing under full-sunlight at the Monsabrais site (MON).



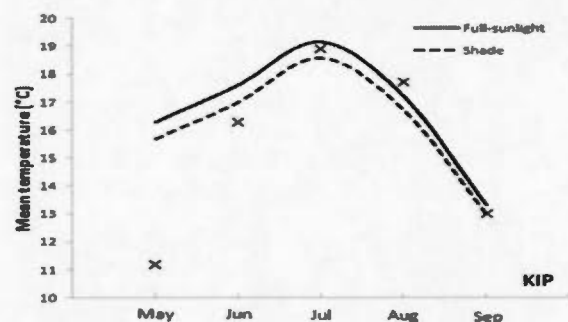
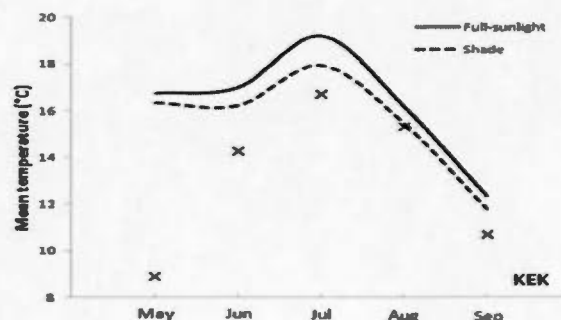
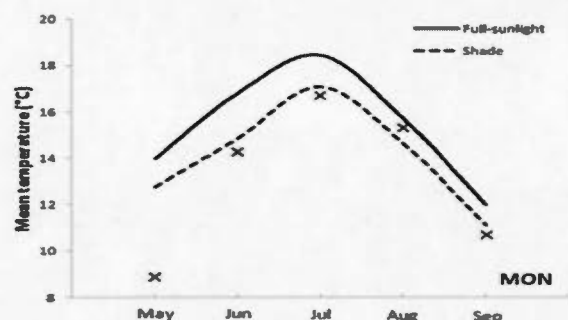
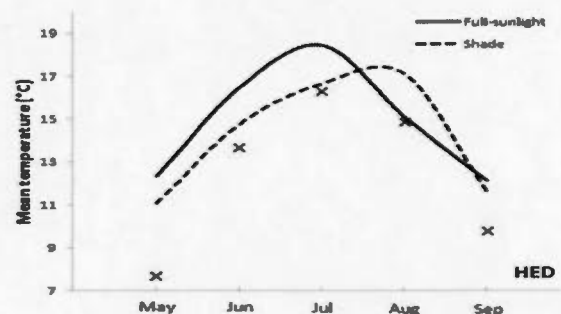
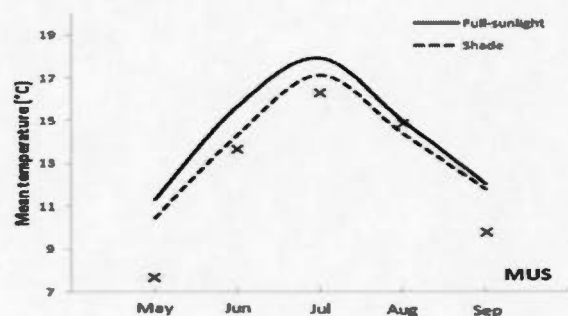
Fig 2.5: Transplanted sugar maple seedlings growing under 75% shade at the Monsabrais site (MON).

APPENDICES

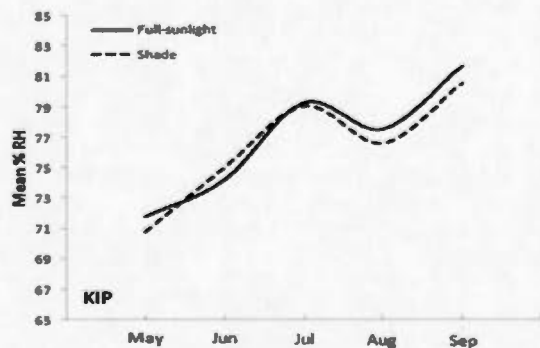
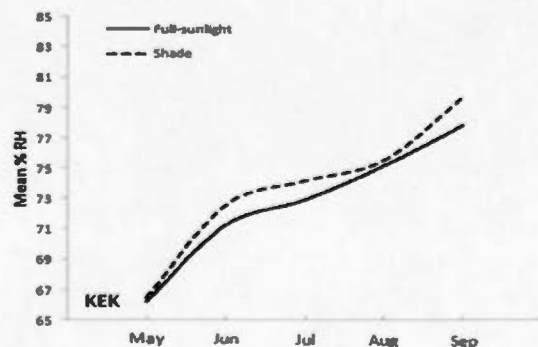
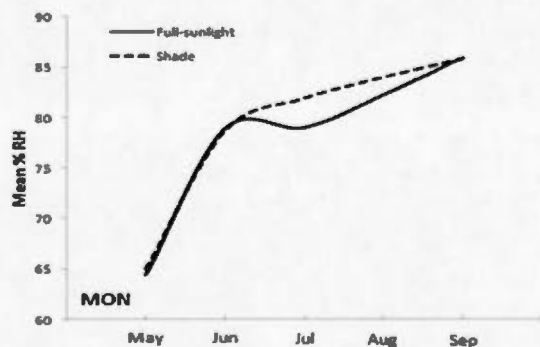
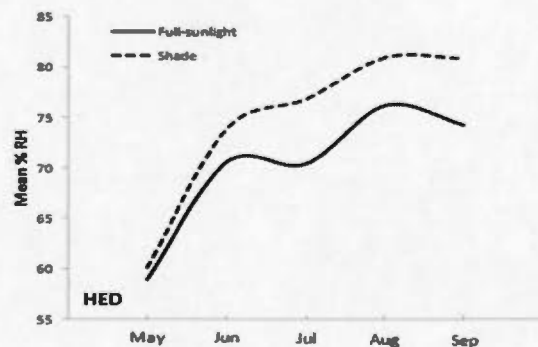
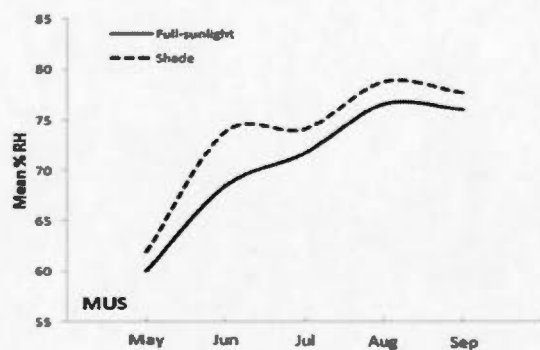
APPENDIX A: Mean monthly temperature (°C) at KIP, KEK, MON, HED and MUS as recorded by HOBO temperature data loggers for 2005-2007. Crosses represent mean monthly temperature (°C) as recorded by Environment Canada (Source: Station Results – 1981 to 2010 Climate Normals and Averages, Environment Canada, 2014). For name and location of meteorological station nearest each site see table 2.



APPENDIX B: Mean monthly temperature ($^{\circ}\text{C}$) for each shade treatment and in each site as recorded by LogTag humidity and temperature recorders from May to September 2006 and 2007. Crosses represent mean monthly temperature ($^{\circ}\text{C}$) as recorded by Environment Canada (Source: Station Results – 1981 to 2010 Climate Normals and Averages, Environment Canada, 2014). For name and location of meteorological station nearest each site see table 2.



APPENDIX C: Mean monthly percent relative humidity for each shade treatment and in each site as recorded by LogTag humidity and temperature recorders from May to September 2006 and 2007. For name and location of meteorological station nearest each site see table 2.



CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'absence actuelle de l'érable à sucre (ES) dans les forêts boréales peut être attribuée aux basses températures étant néfaste au développement et à la survie, surtout des semis d'ES. Observant les arbres rabougris du dernier peuplement à la limite nordique de l'aire de répartition de l'ES à l'ouest du Québec, plus précisément au Ruisseau Clinchamp (48°10'42"N., 79°27'21"W; ~388 m a.s.l) révèle parfaitement les dommages inévitables que peuvent causer les températures hivernales de la région et plus au nord. Mais avec le réchauffement de la planète, nous estimons que les conditions seront plus propices à la migration de l'ES en milieu boréal.

Cette étude nous apprend que l'érable à sucre (ES) peut s'établir et survivre au-dessus de sa limite nordique actuelle de son aire de répartition dans l'ouest du Québec. Elle suggère également que, dans les prochaines décennies, le réchauffement de la planète serait en faveur de la migration de cette espèce dans les forêts boréales. En prenant notre première hypothèse, nous avons observé que le pourcentage de germination des graines de l'ES diminuait du sud vers le nord au long d'un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec. Nous avons également observé que le pourcentage de germination était significativement plus élevé sous ombrière. Cependant, il n'y avait pas de différence dans le pourcentage de germination entre les graines semées à la limite nordique de l'aire de répartition de l'ES (Kekeko) et celles semées à environ 40 km plus au nord de cette limite (Monsabrais). Les mêmes observations ont été faites entre ces deux sites pour la croissance en hauteur chez les semis transplantés. En général, les semis sous ombrière avaient une plus forte croissance en hauteur que ceux transplantés en plein soleil. L'augmentation du diamètre basal, d'autre part, n'a pas

suivi la même tendance que celle de l'accroissement en hauteur. En plein soleil, l'augmentation du diamètre basal a été plus élevée, en moyenne, sur le site le plus méridional (Kipawa), comparativement à d'autres sites. À l'ombre, l'augmentation la plus élevée, en moyenne, a été observé parmi les semis transplantés à Kekeko et à Monsabrais. La germination des graines et la croissance des semis ont été gravement touchés, aux deux sites le plus septentrional (Hedge et Muskuchi), la cause serait, très probablement, les températures très basses et défavorables au printemps et durant l'été, surtout pendant la nuit. Les semis transplantés à ces deux sites ont également été durement touchés par le gel affectant la partie supérieure. Seules les parties inférieures, protégées par la couverture de neige en hiver, ont survécus, révélant ainsi une croissance latérale, au cours du printemps.

Prenant les observations à Monsabrais, cette étude nous démontre la capacité de l'ES à germer, croître et survivre au-delà de la limite nordique de son aire de répartition dans l'ouest du Québec. Nous pouvons ainsi conclure que d'autres facteurs, autre que le climat, pourraient empêcher l'ES de migrer plus au nord, bien que le réchauffement soit en faveur de la migration nordique de l'ES. En effet, les températures plus clémentes de l'hémisphère Nord, par rapport au réchauffement global, vont peut-être affecter les espèces boréales à leur limite méridionale de leur aire de répartition et assurant ainsi un avantage concurrentiel pour les espèces feuillues d'envahir les espaces forestières boréales. Étant une espèce tolérante à l'ombre, l'ES présente un certain nombre de conditions préalables comme une croissance plus rapide en sous-bois et une meilleure efficacité de se développer même si la lumière est temporairement disponible à travers des trouées causées par des perturbations. En fait, ces atouts sont utiles car un meilleur éclairage est prévu sous la canopée de la forêt boréale mature favorisant l'épanouissement de l'ES, en cas de migration nordique. L'ES peut adopter des stratégies de développement, comme les dispositions

architecturales foliaires, sous l'influence de l'ombre pour permettre plus d'efficacité dans la capture maximale de la lumière disponible. Aussi, l'ES se développe dans une vaste gamme de sols forestiers, y compris les sols de forêt boréale ayant moins de matières en décomposition et la couverture de mousses. Il y a suffisamment d'éléments de preuve, par conséquent, de prévoir que l'invasion de l'ES dans les forêts boréales voisines serait relativement facile dans l'avènement du réchauffement de la planète.

Même si l'ES est l'un des espèces les plus tolérantes à l'ombre (Burns et Honkala, 1990), l'ES nécessite des trouées à travers la canopée pour la survie et le recrutement (Canham, 1988). Ainsi, puisque qu'il y a plus de lumière du soleil passant à travers la canopée des forêts boréales, le climat futur peut fournir de meilleures possibilités de régénération pour cette espèce. La lumière du soleil pénètre mieux les forêts boréales matures que les forêts feuillues matures (Messier et Bellefleur, 1988). En outre, étant donné que les perturbations causées par le feu et les épidémies de ravageurs dans les forêts boréales augmenteront très probablement dus au réchauffement de la planète (Bergeron, 2000), la disponibilité des micro-sites avec un meilleur éclairage augmenterait, et favorisant ainsi l'invasion de l'ES (Burke & Grime, 1996; Kellman, 2004). De nombreux auteurs ont montré que les semis d'érable à sucre ont un potentiel élevé d'établissement et de survie dans les sous-bois des forêts boréales (Kellman, 2004).

Outre son avantage sur d'autres espèces méridionales décidues, par rapport à sa tolérance à l'ombre, l'ES peut s'établir sur une grande variété de sols forestiers et, de ce fait, est plus compétitif en tant qu'une espèce envahissante. Ses semis sont relativement insensibles aux différences de couvert végétal du sol entre forêts feuillues

et boréales (Barras et Kellman, 1998). Le couvert du sol en forêt boréale est généralement caractérisé par une épaisse couche de litière en décomposition lente et par une couverture de mousses abondante comparativement à celui de la forêt feuillue nordique qui est relativement plus mince mais composé de feuilles en décomposition relativement avancée (Bonan et Korzuhin, 1989). Contrairement aux semis du bouleau et du hêtre, ceux de l'ES démontrent une plus grande amplitude écologique (Barras et Kellman, 1998). Ils peuvent croître sur les sites ayant une couche organique épaisse, ce qui suggère que l'ES a la capacité de se régénérer aussi bien dans les peuplements feuillus que conifériens.

De récentes études supportant la théorie des facteurs non climatiques qui influenceraient la distribution et l'abondance des espèces pourraient également être utiles pour mieux comprendre la réaction de l'érable à sucre au réchauffement de la planète. Des peuplements matures d'érables à sucre, par exemple, favorise la densité des semis d'érable à sucre (Graganic et al., 2013) indépendamment de l'emplacement du peuplement le long du gradient sud-nord. Drobyshev et al. (2014) ont étudié la régénération du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) le long d'un gradient latitudinal couvrant trois domaines bioclimatiques à l'ouest du Québec et démontrent de grandes différences dans la densité des semis au sein des domaines bioclimatiques et aucune différence entre les domaines, en plus des sites avec une régénération abondante dans chaque domaine. Par conséquent, il est suggéré que la présence de sites avec des conditions favorables au sein de chaque domaine bioclimatique serait plus importante à influencer l'abondance du bouleau jaune que les facteurs climatiques. Les perturbations, comme les feux de forêts, dans la forêt mixte et au-delà, favoriseraient davantage les environnements lumineux. Cela explique, fort probablement, la résilience d'une espèce particulière au-dessus de son aire de répartition continue et donc contredit l'effet direct du climat sur la croissance (Tremblay et al., 2002; Zhang et al., 2015).

Un obstacle potentiel à l'invasion nordique de l'ES serait probablement le stress causé par la sécheresse, comme cela a été observé par Fritts, (1976) et Tardif & Stevenson (2001). Les températures estivales élevées au cours de l'année précédant la formation du cerne peut causer temporairement un stress dû à la sécheresse en raison du haut taux d'évapotranspiration, qui peut abaisser les niveaux d'hydrates de carbone enregistrés, ce qui résulte en une plus faible croissance au cours de l'année suivante. La croissance et la survie de l'ES pourrait aussi être touchée par de longues périodes de sécheresse en raison de sa sensibilité à la radiation solaire et le stress hydrique durant les premiers stades de développement (Kriebel, 1957). Dans ces conditions, l'ombre fournie par le couvert forestier serait nécessaire à des stades critiques de croissance et de développement.

BIBLIOGRAPHIE POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALES

- Barras, N. and Kellman, M. (1998). The Supply of Regeneration Micro-Sites and Segregation of Tree Species in a Hardwood/Boreal Forest Transition Zone." *Journal of Biogeography* 25 (5): 871-881.
- Beals, E. W., and Cope, J.B. (1965). Vegetation and soils in an eastern Indiana woods. *Ecology* 45(4):777-792.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81: 1500-1516.
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A. and P. Lefort. (2004). Past, current and future fire frequency in the Canadian boreal forest: implications for sustainable forest management. *Ambio* 33(6): 356-360
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. and Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. for. Res.* 31: 384-391
- Boisvenue, C. and Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity: evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12: 862-882.
- Bonan, G. B. and M. D. Korzuhin (1989). Simulation of moss and tree dynamics in the boreal forests of interior Alaska. *Vegetatio* 84: 31-44.
- Brassard, B.W., Chen, H.Y.H., and Bergeron, Y. (2009). Influence of environmental variability on root dynamics in northern forests. *Crit. Rev. Plant Sci.* 28(3): 179-197.
- Burke, M. J. W. and Grime, J.P. (1996). An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Burns, R. M. and Honkala, B.H. (1990). *Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. vol.2, 877 p. Available at http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/vol.2/acer/saccharum.htm (Accessed 15 September 2014).
- Canham, C. D. (1988). Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees: Response to Canopy Gaps. *Ecology* 69 (3): 786-795.

- Chuine I. and Beaubien E.G. (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, 4, 500–510.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb III., T. and Wyckoff, P. (1998). Reid's paradox of rapid plant migration – Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* 48 (1): 13-24.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. and HilleRisLambers, J. (1999). Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80 (5): 1475-1494.
- Davidson EA, Trumbore SE, Amundson R (2000) Soil warming and organic carbon content. *Nature*, 408, 789–790.
- Drobyshev, I., Guitard, M-A., Asselin, H., Genries, A. and Bergeron, Y. (2014). Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 44: 720-731.
- Euskirchen, E. S., McGuire, A. D., Kicklighter, D. W., Zhuang, Q., Clein, J. S., Dargaville, R. J., Dye, D. G., Kimball, J. S., McDonald, K. C., Melillo, J. M., Romanovsky V. E. and Smith N. V. (2006). Importance of recent shifts in soil thermal dynamics on growing season length, productivity and carbon sequestration in terrestrial high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* 12 (4): 731-750.
- Fritts, H. C. (1976). *Tree rings and climate*. London, Academic Press.
- Gamache, I., and Payette, S. (2004). Height growth response of treeline black spruce to recent climate warming across the foresttundra of eastern Canada. *J. Ecol.* 92(5): 835–845.
- Girardin, M. P., X. J. Guo, P. Y. Bernier, F. Raulier and S. Gauthier (2012). Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. *Biogeosciences Discussions* 9: 1021-1053.
- Godman, R. M. (1965). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). In *Silvics of forest trees of the United States*. p. 6tk73. H. A. Fowells, comp. U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook 271. Washington, DC.
- Godman, R. M., and Mattson, G. A. (1980). Low temperatures optimum for field germination of northern red oak. *Tree Planters' Notes* 31(2):32-34.

- Godman, Richard M., and Mattson, G. A. (1981). Optimum germination temperatures for hardwoods. USDA Forest Service, Hardwood Management Note. North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN. 2 p.
- Goldblum, D. and Rigg, L. S. (2005). Dominant tree species growth responses to climate at the deciduous/boreal ecotone. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2709-2718.
- Graignic, N., Tremblay, F. and Bergeron, Y. (2013). Geographical variation in reproductive capacity of sugar maple (*Acer saccharum* Marshall) northern peripheral populations. *Journal of Biogeography* 41 (1): 145-157.
- Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., and Bartlein, P.J. (2001). Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes. *Bioscience*, 51(9): 765–779.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W. and Medina-Elizade, M. (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (39): 14288-14293.
- Hayhoe, K., C. Wake, T. G. Huntington, L. Luo, M. D. Schwartz, J. Sheffield, E. F. Wood, B. Anderson, J. Bradbury, T. T. DeGaetano and D. Wolfe (2007). Past and future changes in climate and hydrological indicators in the U.S.Northeast. *Climate Dynamics* 28: 381-407.
- Higgins, S.I., Lavorel, S. and Revilla, E. (2003). Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos* 101 (2): 354-366.
- Houle, D., Bouffard, A., Duchesne, L., Logan, T. and Harvey, R. (2012). Projections of future soil temperature and water content for three southern Quebec forested sites. *Journal of Climate*, 25(21), 7690-7701.
- Huntington, T. G., A. D. Richardson, K. J. McGuire and Hayhoe, K. (2009). Climate and hydrological changes in the northeastern United States: recent trends and implications for forested and aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Forest Resources* 39: 199-212.
- IPCC. (2014): Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi,

- Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1-32.
- Iverson, L.R. and Prasad, A.M. (1998). Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs* 68 (4): 465-485.
- Iverson, L.R., Schwartz, M.W. and Prasad, A.M. (2004). Potential colonization of newly available tree-species habitat under climate change: an analysis for five eastern US species. *Landscape Ecology* 19: 787-799.
- Kellman, M. (2004). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) establishment in boreal forest: results of a transplantation experiment. *Journal of Biogeography* 31 (9): 1515-1522.
- Kramer, K., I. Leinonen and D. Loustau (2000). The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* 44: 67-75.
- Kriebel, H. B. (1957). Patterns of genetic variation in sugar maple. *Ohio Agr. Expt. Sta. Res. Bul.* 791.
- Larcher, W. and Bauer, H. (1981). *Ecological significance of resistance to low temperature*. New York, Springer-Verlag.
- Logan, K. T. (1965). Growth of tree seedlings as affected by light intensity. I. White birch, yellow birch, sugar maple, and silver maple. Canadian Forestry Service, Department of Forests, Publication 1121. Ottawa, ON. 16 p.
- Malanson GP. (1993). Comment on modeling ecological response to climatic change. *Climatic Change* 23: 95-105.
- Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R.P., and Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29 (7): 835-849.
- McKenney, D.W., Pedlar, J.H., Lawrence, K., Campbell, K., and Hutchinson, M.F. (2007). Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *Bioscience*, 57(11): 939-948.

- McLachlan, J.S. and Clark, J.S. (2004). Reconstructing historical ranges with fossil data at continental scales. *Forest Ecology and Management* 197 (1-3): 139-147.
- McLachlan, J.S., Clark, J.S. and Manos, P.S. (2005). Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86 (8): 2088-2098.
- Menzel, A. and Fabian, P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, 397, 659.
- Menzel, A., Sparks, T.H. and Estrella, N. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12, 1969–1976.
- Messier, C. and Bellefleur, P. (1988). Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 615-622.
- Muller, S.D., and Richard, P.J.H. (2001). Post-glacial vegetation migration in conterminous Montre' al Lowlands, southern Que'bec. *J.Biogeogr.* 28(10): 1169–1193.
- Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., and Nemani, R.R. (1997). Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 386(6626): 698–702.
- Oechel WC, Hastings SJ, Vourltis G, Jenkins M, Riechers G, Grulke N (1993) Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature*, 361, 520–523.
- Osterkamp TE, Romanovsky VE (1999) Evidence for warming and thawing of discontinuous permafrost in Alaska. *Permafrost and Periglacial Processes*, 10, 17–37.
- Payette, S., and Filion, L. (1985). White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Can. J. For. Res.* 15(1): 241–251.
- Périé, C., de Blois, S., Lambert, M.-C. and Casajus, N. (2014). Effets anticipés des changements climatiques sur l'habitat des espèces arborescentes au Québec. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière. Mémoire de recherche forestière no 173. 46 p.

- Pitelka, L.F., Gardner, R.H., Ash, J., Berry, S., Gitay, H., Noble, I.R., Saunders, A., Bradshaw, R.H.W., Brubaker, L., Clark, J.S., Davis, M.B., Sugita, S., Dyer, J.M., Hengeveld, R., Hope, G., Huntley, B., King, G.A., Lavorel, S., Mack, R.N., Malanson, G.P., McGlone, M., Prentice, I.C. and Rejmanek, M. (1997). Plant migration and climate change. *American Scientist* **85** (5): 464-473.
- Raulier, F., and Bernier, P.Y. (2000). Predicting the date of leaf emergence for sugar maple across its native range. *Can. J. For. Res.* 30(9): 1429-1435.
- Schwartz, M.W., Iverson, L.R. and Prasad, A.M. (2001). Predicting the potential future distribution of four tree species in Ohio, USA, using current habitat availability and climatic forcing. *Ecosystems* 4 (6): 568-581.
- Tardif, J. and Stevenson, D. (2001). Radial growth-climate association of *Thuja occidentalis* L. at the northwestern limit of its distribution, Manitoba, Canada. *Dendrochronologia* 19: 179-187.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. and Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* 427 (6970): 145-148.
- Tremblay, F., Bergeron, Y., Lalonde, D. and Mauffette, Y. (2004). The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. *Journal of Biogeography* 29 (3): 365-373.
- Williams, J.W., Shuman, B.N., Webb, T., Bartlein, P.J, Leduc, P.L. (2004). Late Quaternary vegetation dynamics in North America: Scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs* 74: 309-334.
- Woodward, F. I. (1990). The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 326: 585-593.
- Yawney, H.W. (1976). The effects of four levels of shade in sugar maple seedling development. (Abstract) In *Proceedings, Fourth North American Forest Biology Workshop*. p. 189-190. State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse.

- Yawney, H.W., and Clayton, M.C.Jr. (1968). Sugar maple seed research. in Proceedings, Twentieth Anniversary Nurserymen's Conference, September 1968, Delaware, OH. p.115-123. USDA Forest Service, Northeastern Area State and Private Forestry, Upper Darby, PA.
- Zhang, X., Vincent, L.A, Hogg, W.D and Niitsoo, A. (2000) Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century. *Atmosphere-Ocean*, 38, 395–429.
- Zhang, Y., Bergeron, Y., Zhao, X-H., Drobyshev, I. (2015). Stand history is more important than climate in controlling red maple (*Acer rubrum* L.) growth at its northern distribution limit in western Quebec, Canada. *Journal of Plant Ecology* 8 (4): 368-379.
- Zhou, L., Tucker, C.J., Kaufmann, R.K., Slayback, D., Shabanov, N.V. and Myneni, R.B. (2001) Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research*, 106, 20069–20083.

BIBLIOGRAPHIE COMPLÈTE

- Agriculture and Agri-Food Canada. (2014). Growing Season (1971-2000) for Quebec. <http://www.agr.gc.ca/en> (accessed 05.09.15).
- Barras, N. and Kellman, M. (1998). The Supply of Regeneration Micro-Sites and Segregation of Tree Species in a Hardwood/Boreal Forest Transition Zone." *Journal of Biogeography* 25 (5): 871-881.
- Beals, E. W., and Cope, J.B. (1965). Vegetation and soils in an eastern Indiana woods. *Ecology* 45(4):777-792.
- Beaudet, M. and Messier, C. (1998). Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 28 (7): 1007-1015.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81: 1500-1516.
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A. and P. Lefort. (2004). Past, current and future fire frequency in the Canadian boreal forest: implications for sustainable forest management. *Ambio* 33(6): 356-360
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. and D. Lesieur. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. for. Res.* 31: 384-391
- Boisvenue, C. and Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity: evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12: 862-882.
- Bonan, G. B. and M. D. Korzuhin (1989). Simulation of moss and tree dynamics in the boreal forests of interior Alaska. *Vegetatio* 84: 31-44.
- Brassard, B.W., Chen, H.Y.H., and Bergeron, Y. (2009). Influence of environmental variability on root dynamics in northern forests. *Crit. Rev. Plant Sci.* 28(3): 179-197.
- Burke, M. J. W. and Grime, J.P. (1996). An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Burns, R. M. and Honkala, B.H. (1990). *Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture,

- Forest Service, Washington, DC. vol.2, 877 p. Available at http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/vol.2/acer/saccharum.htm (Accessed 15 September 2014).
- Canham, C. D. (1988). Growth and Canopy Architecture of Shade-Tolerant Trees: Response to Canopy Gaps. *Ecology* 69 (3): 786-795.
- Chaine I. and Beaubien E.G. (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, 4, 500–510.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb III., T. and Wyckoff, P. (1998). Reid's paradox of rapid plant migration – Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* 48 (1): 13-24.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. and HilleRisLambers, J. (1999). Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80 (5): 1475-1494.
- Clark, S. L. and S. E. Schlarbaum (2003). Growth comparisons between open-pollinated progeny of sugar maple grown under shade and in full sunlight. *HortScience* 38 (2): 302-303.
- Davidson EA, Trumbore SE, Amundson R (2000) Soil warming and organic carbon content. *Nature*, 408, 789–790.
- Drobyshev, I., Guitard, M-A., Asselin, H., Genries, A. and Bergeron, Y. (2014). Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 44: 720-731.
- Environment Canada, 2014. Canadian Climate Normals 1981–2010. <http://www.climate.weather.gc.ca/> (accessed 25.11.14).
- Euskirchen, E. S., McGuire, A. D., Kicklighter, D. W., Zhuang, Q., Clein, J. S., Dargaville, R. J., Dye, D. G., Kimball, J. S., McDonald, K. C., Melillo, J. M., Romanovsky V. E. and Smith N. V. (2006). Importance of recent shifts in soil thermal dynamics on growing season length, productivity and carbon sequestration in terrestrial high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* 12 (4): 731-750.
- Fritts, H. C. (1976). *Tree rings and climate*. London, Academic Press.

- Gamache, I., and Payette, S. (2004). Height growth response of treeline black spruce to recent climate warming across the foresttundra of eastern Canada. *J. Ecol.* 92(5): 835–845.
- Girardin, M. P., X. J. Guo, P. Y. Bernier, F. Raulier and S. Gauthier (2012). Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. *Biogeosciences Discussions* 9: 1021-1053.
- Godman, R. M. (1965). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). In *Silvics of forest trees of the United States*. p. 6tk73. H. A. Fowells, comp. U.S. Department of Agriculture, Agriculture Handbook 271. Washington, DC.
- Godman, R. M., and Mattson, G. A. (1980). Low temperatures optimum for field germination of northern red oak. *Tree Planters' Notes* 31(2):32-34.
- Godman, Richard M., and Mattson, G. A. (1981). Optimum germination temperatures for hardwoods. USDA Forest Service, Hardwood Management Note. North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN. 2 p.
- Goldblum, D. and L. S. Rigg (2005). Dominant tree species growth responses to climate at the deciduous/boreal ecotone. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2709-2718.
- Graignic, N., Tremblay, F. and Bergeron, Y. (2013). Geographical variation in reproductive capacity of sugar maple (*Acer saccharum* Marshall) northern peripheral populations. *Journal of Biogeography* 41 (1): 145-157.
- Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V.H., Flather, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R., and Bartlein, P.J. (2001). Global change in forests: Responses of species, communities, and biomes. *Bioscience*, 51(9): 765–779.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W. and Medina-Elizade, M. (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (39): 14288-14293.
- Hayhoe, K., C. Wake, T. G. Huntington, L. Luo, M. D. Schwartz, J. Sheffield, E. F. Wood, B. Anderson, J. Bradbury, T. T. DeGaetano and D. Wolfe (2007). Past and future changes in climate and hydrological indicators in the U.S.Northeast. *Climate Dynamics* 28: 381-407.
- Hibbs, D. E. (1982). Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal for Forest Research* 12: 522-527.

- Higgins, S.I., Lavorel, S. and Revilla, E. (2003). Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos* 101 (2): 354-366.
- Houle, D., Bouffard, A., Duchesne, L., Logan, T. and Harvey, R. (2012). Projections of future soil temperature and water content for three southern Quebec forested sites. *Journal of Climate*, 25(21), 7690-7701.
- Huntington, T. G., A. D. Richardson, K. J. McGuire and Hayhoe, K. (2009). Climate and hydrological changes in the northeastern United States: recent trends and implications for forested and aquatic ecosystems. *Canadian Journal of Forest Resources* 39: 199-212.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). (2007). *Climate change 2007 – Mitigation of climate change - Summary of policymakers* (eds T. Barker et al.). UNEP.
- IPCC. (2014): Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1-32.
- Iverson, L.R. and Prasad, A.M. (1998). Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs* 68 (4): 465-485.
- Iverson, L.R., Schwartz, M.W. and Prasad, A.M. (2004). Potential colonization of newly available tree-species habitat under climate change: an analysis for five eastern US species. *Landscape Ecology* 19: 787-799.
- Kellman, M. (2004). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) establishment in boreal forest: results of a transplantation experiment. *Journal of Biogeography* 31 (9): 1515-1522.
- Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kramer, K., I. Leinonen and D. Loustau (2000). The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and

- Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* 44: 67-75.
- Kriebel, H. B. (1957). Patterns of genetic variation in sugar maple. *Ohio Agr. Expt. Sta. Res. Bul.* 791.
- Larcher, W. and Bauer, H. (1981). *Ecological significance of resistance to low temperature*. New York, Springer-Verlag.
- Loehle, C. (1998). Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* 25: 735-742.
- Logan, K. T. (1965). Growth of tree seedlings as affected by light intensity. I. White birch, yellow birch, sugar maple, and silver maple. Canadian Forestry Service, Department of Forests, Publication 1121. Ottawa, ON. 16 p.
- Majcen, Z. (2003). Raréfaction des espèces compagnes de l'érablière, Dans: les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière, P. Grondin and A. Cimon, coordonnateurs. MRNF, DRF, Québec, pp. 93-102.
- Malanson GP. (1993). Comment on modeling ecological response to climatic change. *Climatic Change* 23: 95-105.
- Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R.P., and Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29 (7): 835-849.
- McKenney, D.W., Pedlar, J.H., Lawrence, K., Campbell, K., and Hutchinson, M.F. (2007). Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *Bioscience*, 57(11): 939-948
- McLachlan, J.S. and Clark, J.S. (2004). Reconstructing historical ranges with fossil data at continental scales. *Forest Ecology and Management* 197 (1-3): 139-147.
- McLachlan, J.S., Clark, J.S. and Manos, P.S. (2005). Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86 (8): 2088-2098.
- Menzel, A. and Fabian, P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, 397, 659.

- Menzel, A., Sparks, T.H. and Estrella, N. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12, 1969–1976.
- Messier, C. and Bellefleur, P. (1988). Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 615–622.
- Muller, S.D., and Richard, P.J.H. (2001). Post-glacial vegetation migration in conterminous Montre´al Lowlands, southern Que´bec. *J.Biogeogr.* 28(10): 1169–1193.
- Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., and Nemani, R.R. (1997). Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 386(6626): 698–702.
- Oechel WC, Hastings SJ, Vourltis G, Jenkins M, Riechers G, Grulke N (1993) Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature*, 361, 520–523.
- Osterkamp TE, Romanovsky VE (1999) Evidence for warming and thawing of discontinuous permafrost in Alaska. *Permafrost and Periglacial Processes*, 10, 17–37.
- Payette, S., and Filion, L. (1985). White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Can. J. For. Res.* 15(1): 241–251.
- Périeré, C., de Blois, S., Lambert, M.-C. and Casajus, N. (2014). Effets anticipés des changements climatiques sur l’habitat des espèces arborescentes au Québec. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière. Mémoire de recherche forestière no 173. 46 p.
- Pitelka, L.F., Gardner, R.H., Ash, J., Berry, S., Gitay, H., Noble, I.R., Saunders, A., Bradshaw, R.H.W., Brubaker, L., Clark, J.S., Davis, M.B., Sugita, S., Dyer, J.M., Hengeveld, R., Hope, G., Huntley, B., King, G.A., Lavorel, S., Mack, R.N., Malanson, G.P., McGlone, M., Prentice, I.C. and Rejmanek, M. (1997). Plant migration and climate change. *American Scientist* 85 (5): 464–473.
- Raulier, F., and Bernier, P.Y. (2000). Predicting the date of leaf emergence for sugar maple across its native range. *Can. J. For. Res.* 30(9): 1429–1435.

- Sanford, L. N., R. A. Harrington and J. H. Fownes (2003). Survival and growth of native and alien woody seedlings in open and understory environments. *Forest Ecology and Management* 183: 377-385.
- Schwartz, M.W., Iverson, L.R. and Prasad, A.M. (2001). Predicting the potential future distribution of four tree species in Ohio, USA, using current habitat availability and climatic forcing. *Ecosystems* 4 (6): 568-581.
- Tardif, J. and D. Stevenson (2001). Radial growth–climate association of *Thuja occidentalis* L. at the northwestern limit of its distribution, Manitoba, Canada. *Dendrochronologia* 19: 179-187.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. and Williams, S.E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* 427 (6970): 145-148.
- Tremblay, F., Bergeron, Y., Lalonde, D. and Mauffette, Y. (2004). The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. *Journal of Biogeography* 29 (3): 365-373.
- Walters, M. B. and P. B. Reich (2000). Seed size, nitrogen supply and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81: 1887-1901.
- Ward, T. M., J. R. Donnelly and C. M. Carl (1981). The effects of containers and media on sugar maple seedling growth. *Tree Planter's Notes* 32 (15).
- Williams, J.W., Shuman, B.N., Webb, T., Bartlein, P.J, Leduc, P.L. (2004). Late Quaternary vegetation dynamics in North America: Scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs* 74: 309–334.
- Woodward, F. I. (1990). The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 326: 585-593.
- Yawney, H.W. (1976). The effects of four levels of shade in sugar maple seedling development. (Abstract) In *Proceedings, Fourth North American Forest Biology Workshop*. p. 189-190. State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse.

- Yawney, H.W., and Clayton, M.C.Jr. (1968). Sugar maple seed research. in Proceedings, Twentieth Anniversary Nurserymen's Conference, September 1968, Delaware, OH. p.115-123. USDA Forest Service, Northeastern Area State and Private Forestry, Upper Darby, PA.
- Zhang, X., Vincent, L.A, Hogg, W.D and Niitsoo, A. (2000) Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century. *Atmosphere-Ocean*, 38, 395–429.
- Zhang, Y., Bergeron, Y., Zhao, X-H., Drobyshev, I. (2015). Stand history is more important than climate in controlling red maple (*Acer rubrum* L.) growth at its northern distribution limit in western Quebec, Canada. *Journal of Plant Ecology* 8 (4): 368-379.
- Zhou, L., Tucker, C.J., Kaufmann, R.K., Slayback, D., Shabanov, N.V. and Myneni, R.B. (2001) Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research*, 106, 20069–20083.